

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

FABRE-DOMERGUE

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES ANATOMIQUES ET PHYSIOLOGIQUES SUR LES
INFUSOIRES CILIÉS.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 1^{er} Mars 1888 devant la commission d'examen

MM. HÉBERT.	<i>Président.</i>
Y. DELAGE.	} <i>Examineurs.</i>
BONNIER.	

PARIS

G. MASSON, ÉDITEUR

LIBRAIRE DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

Boulevard Saint-Germain, en face de l'École de médecine

1888

SÉRIE A, N° 104

N° D'ORDRE

611

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

FABRE-DOMERGUE

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES ANATOMIQUES ET PHYSIOLOGIQUES SUR LES
INFUSOIRES CILIÉS.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 17 Mai 1888 devant la commission d'examen

MM. HÉBERT.	<i>Président.</i>
Y. DELAGE.	} <i>Examineurs.</i>
BONNIER.	

PARIS

G. MASSON, ÉDITEUR

LIBRAIRE DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

Boulevard Saint-Germain, en face de l'École de médecine

1888

ACADÉMIE DE PARIS

FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

	MM.	
Doyen.	HÉBERT, Professeur.	Géologie.
Professeurs honoraires. {	PASTEUR.	
	DUCHARTRE.	Botanique.
	DE LACAZE-DUTHIERS. . . .	Zoologie, Anatomie, Physiol. comparée.
	HERMITE.	Algèbre supérieure.
	TROOST.	Chimie.
	FRIEDEL.	Chimie organique.
	OSSIAN BONNET.	Astronomie.
	DARBOUX.	Géométrie supérieure
	DEBRAY.	Chimie.
	TISSERAND.	Astronomie.
	LIPPMANN.	Physique.
	HAUTEFEUILLE.	Minéralogie.
	BOUTY.	Physique.
Professeurs.	APPELL.	Mécaniq. rationnelle.
	DUCLAUX.	Chimie biologique.
	BOUSSINESQ.	Mécanique physique et expérimentale.
	PICARD.	Calcul différentiel et calcul intégral.
	POINCARÉ.	Calcul des probabilités et Physique mathé- matique.
	Y. DELAGE.	Zoologie, Anatomie, Physiologie compa- rée.
	BONNIER.	Botanique.
	DASTRE.	Physiologie.
Professeurs adjoints. . . {	WOLF.	Physique céleste.
	CHATIN.	Zoologie, Anatomie, Physiol. comparée.
Secrétaire.	PHILIPPON.	

A MES MAÎTRES

M. A. MILNE EDWARDS

MEMBRE DE L'INSTITUT

PROFESSEUR AU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

M. G. BALBIANI

PROFESSEUR AU COLLÈGE DE FRANCE

Hommage respectueux et reconnaissant.

LES INFUSOIRES CILIÉS

Par M. FABRE-DOMERGUE

INTRODUCTION

Ce travail est l'exposé des détails d'organisation nouveaux et intéressants que j'ai constatés en étudiant les espèces d'Infusoires ciliés dont l'examen n'avait pas été repris depuis leur découverte par les anciens auteurs Dujardin et Ehrenberg.

J'ai dû par conséquent diviser mon mémoire en deux parties : une partie descriptive, dans laquelle j'ai groupé les formes imparfaitement connues et qu'il importait avant tout de distinguer ; une partie générale, basée sur les observations relatées dans la première partie et contenant le développement de ces observations ainsi que les conclusions qui en découlent.

La partie descriptive dont j'aurais pu me dispenser, si je n'avais étudié que des hétérotriches ou des hypotriches, m'a été imposée par le désordre et la confusion qui règnent encore dans la connaissance des Infusoires holotriches sur lesquels il n'existe aucun travail d'ensemble tel que nous en fournissent pour les autres ordres d'Infusoires les belles monographies de Stein, et il était indispensable, pour éviter toute confusion ultérieure, de préciser et de déterminer aussi exactement que possible quelles étaient les espèces que j'avais étudiées.

Mon travail est loin de comprendre la physiologie entière des Ciliés, car bien des points restent encore à résoudre que des procédés micro-chimiques plus parfaits permettront seuls

d'aborder. Je me suis attaché spécialement à démontrer que du moment où la cellule se perfectionne et s'individualise, les fonctions nouvelles qu'elle acquiert se rapprochent complètement de celles des êtres plus élevés en organisation, que la digestion, par exemple, semble s'effectuer chez l'Infusoire suivant les mêmes lois et au moyen des mêmes réactions chimiques que chez l'homme, chez le vertébré.

Qu'il me soit permis d'inscrire en commençant ce travail, comme un faible tribut de ma reconnaissance, le nom des maîtres MM. Milne-Edwards et Balbiani dont la savante direction et la plus entière bienveillance m'ont toujours été d'un inappréciable secours. Je remercie également M. Pouchet qui m'a, durant deux étés, reçu au laboratoire de zoologie maritime de Concarneau avec la large et gracieuse hospitalité que sont habitués à y rencontrer tous les travailleurs.

PREMIÈRE PARTIE

DESCRIPTION

1. *Prorodon niveus* Ehr. — 2. *Cyrtostomum leucas* Ehr. — 3. *Ophryoglena atra* Ehr. — 4. *Ophryoglena flava* Ehr. — 5. *Plagyopyla fusca* Queen. — 6. *Balantidium elongatum* Stein. — 7. *Monodinium Balbiani*

1. *Prorodon niveus* Ehr.

Fig. 1-15.

Ce grand et bel infusoire a été tout d'abord découvert par Ehrenberg dans les eaux de Berlin et figuré par lui d'une façon parfaitement exacte ; il en a bien vu le noyau en forme d's, que, conformément à sa théorie, il prenait pour un testicule, la bouche comprimée et les faisceaux de fibres buccales dont il évalue le nombre à 140 ou 160 environ (1).

(1) Ehrenberg, *Die Infusionsth.*, pl. XXII, fig. 10, p. 338.

Depuis cette époque aucun auteur ne semble s'être attaché à l'étude de cette forme pourtant très intéressante et l'on doit en attribuer la pénurie bibliographique, non seulement à la rareté relative du *Prorodon*, mais encore à la perfection avec laquelle l'auteur allemand l'avait de prime abord représenté. Dujardin ne cite en effet le genre *Prorodon* que pour dire qu'il n'a point rencontré les deux espèces sur lesquelles Ehrenberg l'a fondé (1), et dans leurs belles études sur les Infusoires et les Rhizopodes Claparède et Lachmann se contentent de mentionner le *prorodon niveus* en renvoyant à l'ouvrage d'Ehrenberg.

J'ai souvent rencontré cette forme dans les cristallisoirs où je conservais depuis plusieurs jours des sédiments et des feuilles mortes provenant de la mare du Muséum, et, bien qu'elle ne s'y soit jamais multipliée en très grande abondance, j'ai pu cependant m'en procurer un nombre d'individus suffisant pour mes recherches.

La taille considérable de cet infusoire, sa couleur blanche justement comparée par Ehrenberg à celle de la neige, ses mouvements lents, permettent d'ailleurs de le distinguer à l'œil nu, et rien n'est plus facile que d'en récolter à l'avance un certain nombre que l'on garde en réserve dans une petite quantité d'eau sous la chambre humide. Il s'accommode fort bien de ce régime cellulaire.

Lorsque l'on considère un *Prorodon* nageant librement, l'on voit que la bouche comprimée située à l'extrémité de son corps n'est pas absolument terminale, mais légèrement rejetée sur un des côtés ; or, si nous considérons que chez les genres voisins, où la bouche est décidément latérale, les Nassules par exemple, on nomme face ventrale celle qui présente l'ouverture buccale, nous pouvons admettre dans l'orientation du *Prorodon* que la face ventrale est celle du côté de laquelle est tournée la bouche, que la face dorsale est opposée à celle-ci et que les deux faces latérales droite et gauche ou faces larges sont celles sur les-

(1) Dujardin, *Infusoires*, 1841, p. 501.

quelles repose habituellement l'infusoire. La figure 1 représente le *Prorodon niveus* vu par face latérale droite et la figure 2 le même individu vu par la face dorsale. Envisagé de cette façon, le *Prorodon niveus* est un infusoire pleuronecte. Vu par ses faces latérales, il a la forme d'un ovoïde légèrement rétréci en avant, élargi en arrière, brusquement tronqué à sa partie antérieure, limitée par une ligne courbe convexe, qui s'incline vers le bord ventral. Le bord dorsal et le bord ventral présentent une épaisseur beaucoup moindre, de sorte que la forme générale du corps est celle d'une raquette assez fortement déprimée. L'état de réplétion plus ou moins grand dans lequel se trouvent les individus influe du reste jusqu'à un certain point sur leur forme. C'est ainsi qu'après plusieurs jours de diète prolongée ils diminuent peu à peu d'épaisseur au point de devenir parfaitement minces et translucides, tandis que dans de bonnes conditions d'alimentation ils peuvent paraître presque cylindriques.

Le corps est flexible, mais entièrement dépourvu de contractilité.

La couleur à la lumière réfléchie est d'un blanc légèrement bleuâtre, à la lumière transmise d'un jaune clair parsemé de granulations grises.

La longueur varie beaucoup : les plus grands individus mesuraient 0^{mm},280 de long sur 0^{mm},120 de large environ, les plus petits provenant de divisions récentes et répétées n'atteignent pas 0^{mm},110 de longueur.

L'appareil buccal du *Prorodon* présente des particularités très intéressantes. Ehrenberg le décrit comme formé de dents ou de baguettes analogues à celles qui constituent le pharynx des Nassules, or telle n'est pas tout à fait sa constitution. La bouche (fig. 3) a la forme d'une fente allongée située à l'extrémité antérieure du corps et qui partant du bord dorsal va rejoindre le bord ventral en s'inclinant un peu de son côté. Elle est constituée par un bourrelet épais dont on ne voit bien la structure que sur des individus vus de trois quarts et un peu comprimés. Sur l'individu nageant normalement l'on n'en voit

que la coupe optique (fig. 1), fortement striée par suite de l'implantation des filaments dont nous nous occuperons tout à l'heure. Vue de face au contraire, elle paraît densément ponctuée, parce que l'on n'aperçoit dans ce cas que la coupe optique transversale des filaments qui s'y rendent (fig. 3). Sur toute la face interne de ce bourrelet buccal et pénétrant dans son épaisseur, l'on voit des faisceaux de filaments très fins qui descendent en convergeant vers l'intérieur du corps. Chez les individus bien nourris, on ne suit pas aisément leur marche à travers le plasma, de sorte que tous les observateurs qui se sont occupés de cet infusoire ont représenté ces faisceaux filamenteux comme une nasse très large mais très courte et absolument comparable à celle des Nassules. Une observation plus approfondie permet aisément de se convaincre au contraire que, loin de s'arrêter nettement à une petite distance de la bouche, le faisceau filamenteux descend de plus en plus jusqu'à la partie inférieure du corps, au voisinage de la vésicule contractile, où il ne présente plus alors que deux ou trois filaments qui se perdent en divergeant.

La marche du faisceau filamenteux n'a pas toujours lieu dans le même sens; d'habitude on ne voit qu'un gros faisceau qui descend en s'inclinant vers le bord ventral du corps; mais j'ai observé très nettement un individu sur lequel deux faisceaux partant de la bouche se croisaient au quart antérieur du corps et se dirigeaient ensuite en sens inverse, l'un vers le bord ventral, l'autre vers le bord dorsal.

Indépendamment de ce faisceau buccal, l'on voit, répandus çà et là dans le plasma, des groupes de filaments absolument identiques et qui m'ont paru ne présenter aucune connexion ni avec le faisceau buccal ni même entre eux.

Lorsque l'on comprime un *Prorodon* entre la lame et la lamelle au point de provoquer la sortie du liquide plasmatique, il se forme à l'entrée de la bouche un globule ou une vésicule de ce liquide et dans cette vésicule viennent se pelotonner les filaments buccaux (fig. 3), que l'on peut de la sorte étudier facilement à l'état libre et sans aucune altération. On reconnaît

alors qu'ils ont la forme de fibres élastiques, transparentes, parfaitement homogènes, d'une réfringence un peu supérieure à celle du liquide qui les environne, que ces fibres sont entièrement dépourvues de toute contractilité et qu'enfin leur résistance aux réactifs est assez faible. Elles se dissolvent facilement dans la potasse à 10 pour 100 et finissent par devenir invisibles dans la glycérine, même après fixation par l'acide osmique.

Quelle est la signification de ces faisceaux buccaux et quel rapport existe-t-il entre eux et les faisceaux secondaires répandus dans le plasma? Nous pouvons considérer incontestablement le faisceau buccal comme l'homologue du faisceau buccal des Nassules, quelles que soient les profondes différences qu'ils présentent dans leur disposition et leur marche à l'intérieur du corps; mais ce qui est particulièrement intéressant, c'est de rencontrer des faisceaux absolument identiques répandus çà et là dans le plasma tout entier. La première pensée qui vient à l'esprit de l'observateur, en constatant l'existence de ces faisceaux secondaires, c'est d'y voir l'indice d'un tube digestif contourné dont on n'apercevrait çà et là que des parties plus visibles que les autres; mais, d'autre part, si l'on examine la marche des aliments dans le *Prorodon*, il est absolument impossible de trouver la moindre connexion entre eux et ces faisceaux secondaires. Le *Prorodon* se nourrit habituellement, malgré la largeur considérable de sa bouche qui pourrait faire prévoir un autre genre de déglutition, de petites algues vertes microscopiques et surtout de ces spores rondes de *Chlamydomonas* si communes dans les eaux douces. Or ces petites algues gisent çà et là dans le plasma en dehors des faisceaux filamenteux, et si parfois elles se réunissent en bols alimentaires plus considérables, l'on n'aperçoit jamais autour d'elles les faisceaux filamenteux qui devraient les entourer si réellement ils constituaient les parois d'un tube digestif. J'ajouterai enfin que la disposition même de certains de ces faisceaux secondaires s'oppose à cette manière de voir; je veux parler de ceux qui sont composés de filaments rayonnant autour d'un centre commun, disposition assez fré-

quente, plus fréquente même que le groupement en faisceaux parallèles. Ce groupement en asters indique évidemment la discontinuité d'un canal formé par ces filaments.

Il se pourrait cependant que les connexions entre les faisceaux m'aient échappé et qu'en réalité il y ait un véritable faisceau intestinal continu et contourné, se renflant de distance en distance par l'écartement des filaments qui le composent et que les asters ne soient que les coupes optiques transversales de ces portions renflées; mais je me hâte de le répéter, malgré le soin avec lequel j'ai recherché la continuité du faisceau buccal, il m'a été absolument impossible d'y rattacher les faisceaux secondaires (1).

L'anus est situé à la partie postérieure du corps, dans une dépression au niveau de laquelle la paroi très épaisse de l'organisme s'atténue au point de ne plus donner à l'œil que l'impression d'un simple contour. Il y a là une petite aire circulaire ou elliptique dans laquelle viennent déboucher le conduit anal et celui de la vésicule contractile. Je n'ai pas constaté au voisinage de l'anus le faisceau de filament qui devrait venir s'y insérer s'il existait un tube digestif. Nous savons, en effet, que chez les Infusoires où il existe un pharynx le mieux différencié l'on remarque souvent aussi une invagination correspondante de la cuticule dans l'ouverture anale. Ce détail d'organisation est surtout visible chez les *Nyctotherus*.

La surface du corps est protégée par une couche protoplasmique (fig. 4) très nettement différenciée, présentant dans sa masse de petits espaces clairs allongés, perpendiculaires à la surface et que l'on peut considérer comme des vacuoles. Cette couche épaisse et résistante peut être considérée comme un véritable ectoplasme intimement uni à l'endoplasme sous-jacent. Jamais je n'ai pu la séparer du plasma interne sur lequel elle repose et dont elle paraît posséder toutes les pro-

(1) Stein, qui parle incidemment du *Prorodon niveus* dans le tome I de son *Organisme*, signale aussi ces faisceaux épars et les considère comme des filaments détachés de la nasse buccale et flottants dans le plasma.

priétés. Il m'a été aussi absolument impossible de déceler une cuticule au-dessus de cet ectoplasme, quels que soient les réactifs que j'ai employés.

La surface du corps est très finement striée longitudinalement et porte des rangées de cils très fins et très courts. Ces cils se voient difficilement sur l'individu vivant ou plutôt se laissent deviner par certaines coordinations de mouvements analogues à celles que l'on observe chez la plupart des ciliés parasites, les *Nyctotherus*, les *Balantidium*, etc. Leur mouvement se fait non pas d'avant en arrière et isolément, mais suivant une direction commune, oblique au grand axe du corps, de sorte que pour employer une comparaison souvent faite, mais très juste, on croirait voir un champ de blé sur lequel souffleraient de petites brises interrompues, les figures 1 et 2 montrent l'aspect que présentent les cils en mouvement.

Lorsque l'on fixe un *Prorodon niveus* par l'acide osmique à 2 pour 100, l'on voit les cils s'allonger subitement et former comme une épaisse bordure autour du corps et au-dessus de l'ectoplasme (fig. 5). Le bord libre de cette bordure, très net et très régulier, semble formé par le recroquevillement égal de toutes les extrémités libres des cils. Il semble qu'il y aurait là comme une expression de protoplasma à travers des trous ou des pores de l'ectoplasme, pores qui feraient au moment de la sortie du plasma exprimé l'office d'une véritable filière. Si l'on ajoute alors à la préparation de l'acide acétique à 1 pour 100, l'on voit cette bordure se contracter immédiatement d'une façon régulière et former au-dessus de l'ectoplasme une couche granuleuse (fig. 6) de la même épaisseur que celui-ci, de sorte qu'un Infusoire ainsi traité semble avoir réellement un tégument différencié en deux couches très épaisses.

Si, au lieu d'ajouter de l'acide acétique, on fait passer de la glycérine dans la préparation, la couche ne se rétracte pas, mais devient peu à peu invisible. J'ai pu m'assurer par l'observation sur le vivant que cet allongement des cils était bien réel et qu'il n'était pas dû à une erreur produite par le peu de visibilité de ceux-ci pendant la vie de l'Infusoire.

L'endoplasme est dense, translucide et contient des granulations grises de volume variable assez fortement réfringentes. On y trouve, en outre, disséminées çà et là, des algues vertes qui sont tantôt emprisonnées dans le plasma, tantôt suspendues dans les vacuoles aqueuses. Parfois aussi les ingesta se trouvent accumulés dans une grande vacuole et entourés d'une couche d'eau. On observe dans toute la masse de l'endoplasme des mouvements lents entraînant avec eux non seulement les bols alimentaires, mais les faisceaux filamenteux eux-mêmes. Ces mouvements ne peuvent être assimilés à la cyclose de certains autres ciliés; ce sont plutôt de véritables contractions du plasma, car il est facile d'observer un prompt retour de celui-ci sur lui-même, de sorte que les rapports de position des faisceaux demeurent constants. Je reviendrai d'ailleurs sur ce point en parlant du plasma des ciliés en général.

Sous l'action des réactifs fixateurs l'endoplasme paraît formé d'une réticulation très fine et très serrée, présentant la même homogénéité de structure jusque sous l'ectoplasme.

La vésicule contractile est située à l'extrémité postérieure du corps, immédiatement au-dessus de la petite dépression anale dont elle est séparée par une couche très mince d'ectoplasme. Ses contractions sont fort lentes, une par minute environ, à la température de 16 degrés. J'ai étudié avec soin le mécanisme de sa formation, qui rappelle assez celle de la vésicule contractile de l'*Enchelyodon farctus*, si bien observée par Wrzesniowski (1), et j'ai pu me convaincre qu'elle prenait naissance dans le plasma lui-même sans différenciation visible d'aucune sorte. Par contre, j'ai pu, en suivant la marche de granulations incluses dans le plasma environnant, m'assurer que celui-ci ne circulait nullement, mais que toujours, dans le même stade, les mêmes portions du plasma se retrouvaient toujours au même point.

Les figures 12-15 montrent les différents stades du phéno-

(1) *Ein Beitrag zur Anatomie der Infusorien* (Arch. f. Mikr. Anat., Bd V, Hft 1, 1869).

mène, et l'on peut voir, en s'y reportant, que jamais le point où gît la vésicule contractile ne se trouve dépourvu de vacuoles, les vésicules secondaires se formant successivement pendant la diastole de la vésicule principale.

Tel est le fonctionnement normal de la vésicule contractile chez le *Prorodon*, mais les individus fixés à l'acide osmique et conservés montrent encore certains détails que je vais exposer ici sans commentaires, me proposant d'y revenir quand je parlerai de la vésicule contractile en général.

Dans des circonstances heureuses de fixation, la vésicule contractile demeure en diastole (fig. 7), et l'on voit alors des canaux qui en partent et rayonnent en s'anastomosant sur toute la périphérie du corps. D'autres fois, il se forme une sorte de séparation un peu au-dessous de la couche ectoplasmique, séparation qui rejoint parfois la vésicule contractile et qui démontre une certaine laxité de l'endoplasme à cet endroit. Je ne prétends pas que le réactif fasse voir dans ce cas un détail réel de l'organisation normale, je me borne à signaler ce fait qu'il sera intéressant de rapprocher de ceux que l'on observe sur le *Cyrtostomum leucas* dans lequel les ramifications anastomosées de la vésicule sont normales et constantes sur le vivant.

Le noyau du *Prorodon niveus* affecte sur le vivant la forme d'un corps cylindrique allongé, plus clair que le plasma environnant, d'une constitution homogène et formé d'un contenu hyalin avec des granulations très fines. Il m'a semblé posséder une fine membrane d'enveloppe, mais je ne puis affirmer ce détail avec certitude. Sous l'influence d'une forte compression, il laisse échapper son contenu sous forme de globules de volume variable qui, par un traitement ultérieur par les réactifs, se colorent comme le noyau d'où ils émanent. Cette faculté de laisser échapper ainsi son contenu m'a empêché de reconnaître s'il y avait un nucléole, car l'infusoire étant assez gros doit toujours être comprimé pour l'étude des détails intimes, et j'ai toujours vu dans mes exemplaires colorés des globules épars à côté du noyau. Sous l'in-

fluence du carmin ou du vert de méthyle on reconnaît très nettement la présence de granulations homogènes et non de filaments dans le noyau du *Prorodon*.

En conservant pendant plusieurs jours des *Prorodon niveus* dans une chambre humide, j'ai pu arriver à les faire s'enkyster. Dans cet état (fig. 10) le corps est complètement opaque et l'on n'y distingue aucun détail intérieur; vu par réflexion, il est d'un beau blanc de neige. La membrane d'enveloppe du kyste présente une structure particulière; elle est couverte de granulations allongées irrégulièrement disséminées sur toute sa surface; son épaisseur est très faible. Tantôt elle s'applique exactement sur le corps du *Prorodon* contracté, tantôt, au contraire, elle laisse entre elle et lui un espace vide assez considérable. Dans ce dernier cas on trouve toujours à un endroit quelconque de cet espace un globule noirâtre, résidu de la digestion qui s'est effectuée entre le moment où le *Prorodon* a formé sa membrane d'enveloppe qui alors s'appliquait exactement à sa surface et celui où les fonctions de nutrition ont suspendu leur cours (fig. 10, r). L'ectoplasme et la membrane du kyste sont réunis par de minces filaments protoplasmiques dont quelques-uns se sont rétractés et n'adhèrent plus qu'à l'ectoplasme, leur extrémité libre présentant alors un renflement par suite de la rétraction.

Traité par la potasse à 10 pour 100, le kyste s'éclaircit considérablement et la membrane se plisse (fig. 11). On peut alors distinguer les particularités internes et voir que le noyau a conservé sa forme et son volume normaux.

Le *Prorodon niveus* doit être ajouté à la liste peu nombreuse des espèces de ciliés qui se reproduisent dans un kyste; je n'ai pu observer la formation de ce kyste, mais j'ai rencontré dans mes cultures des kystes en voie de division (fig. 8), bien reconnaissables à leur grande taille, à leur forme ovoïde et à la constitution de leur membrane d'enveloppe. Celle-ci est épaisse et présente un double contour très net; sa substance est glutineuse et retient facilement les corpuscules étrangers. Au moment où le *Prorodon* se divise, il semble s'opérer en lui

de profondes modifications; l'ectoplasme s'atténue au point de disparaître presque complètement, la bouche aussi s'atrophie, le noyau devient globuleux avant de se diviser par étranglement et lorsque la division est achevée l'on a deux jeunes *Prorodon* encore imparfaits et qui ne représentent en quelque sorte que des rudiments de la forme adulte. Ils n'ont pas d'ectoplasme, leur noyau est ovoïde et non rubané, leur bouche enfin est presque ronde et ne présente que de rares filaments buccaux peu développés. Je n'ai pas suivi le développement de ces formes jeunes (fig. 9), mais il est probable qu'elles atteignent sans phases intermédiaires leur forme adulte. Il est un point intéressant de l'histoire du kyste de division sur lequel je n'ai malheureusement que des observations incomplètes. Lorsqu'on isole un de ces kystes dans une goutte d'eau absolument pure et exempte de tout organisme, on y retrouve le lendemain — car le processus de division est assez long — les deux jeunes individus qui en proviennent, mais la membrane du kyste a complètement disparu. A-t-elle été résorbée par les jeunes avant la sortie, s'est-elle dissoute dans l'eau? L'observation directe seule pourrait résoudre le problème. Il en est de même de la question de savoir si l'enkystement ne se ferait pas dans l'ectoplasme de l'individu mère, mais les deux phases extrêmes du phénomène m'ayant toujours échappé, c'est une lacune qui reste encore à combler dans l'histoire du *Prorodon niveus*.

J'ajouterai enfin que j'ai trouvé dans la culture où se sont développés ces *Prorodon* et quelques jours avant l'apparition des gros individus, de petites formes dont je n'ai malheureusement pas suivi le développement et qui, comparées par la suite aux jeunes *Prorodon*, m'ont paru être des individus de la même espèce, mais plus petits encore que ceux dont j'ai observé la sortie du kyste de division, de sorte qu'il se pourrait que celui-ci se divisât normalement en plus de deux parties et donnât naissance à quatre ou huit jeunes *Prorodon* dont la croissance et le développement s'effectueraient au dehors.

2. *Cyrtostomum leucas* Ehr.

Fig. 16-21.

Cet infusoire est un des types les plus intéressants de la famille des ciliés et son étude peut aider puissamment à comprendre le jeu et le fonctionnement de certains organes qui atteignent chez lui un degré de complication particulièrement remarquable et par là même fort instructif. C'est grâce à lui, notamment, que nous avons pu nous faire une idée de la vésicule contractile, de son rôle et de son siège et étendre alors nos recherches à des types un peu différents, mais où apparaissent d'une façon moins nette cependant les mêmes dispositions fondamentales.

De taille relativement considérable, habitant assez commun des eaux douces, des mares et des fossés, le *Cyrtostomum* n'avait point échappé aux recherches d'Ehrenberg qui en a fait son *Bursaria leucas* (1). Plus tard, Stein a créé pour lui le genre *Cyrtostomum*. En 1883, Maupas (2) a décrit sous le nom d'*Ophryoglena magna* un infusoire que nous n'hésitons pas à rapporter à la même espèce, car il présente exactement les mêmes caractères que le *Cyrtostomum leucas* et il est probable qu'en décrivant comme nouveau cet infusoire, Maupas n'a point eu sous les yeux l'ouvrage d'Ehrenberg, sans quoi il eût infailliblement assimilé les deux formes. La seule particularité qui aurait pu faire douter un instant de leur identité, c'est qu'Ehrenberg ne figure pas les trichocystes dans sa *Bursaria leucas*, mais il ne les figure pas non plus dans le *Paramæcium aurelia* et pourtant nul ne pense à méconnaître cette dernière espèce dans son ouvrage. J'ajouterai que Maupas, dont pourtant l'exactitude et la précision sont si grandes d'habitude lorsqu'il s'agit de descriptions, a fait de cet intéressant

(1) *Infusionsthiere*, 1838, p. 339, Taf. XXXIV, fig. VIII, 1, 2, 3, 4.

(2) *Contrib. à l'étude des Inf. ciliés* (Arch. de zool. exp., 1883, p. 467, pl. XXI, fig. 9-12).

infusoire une étude imparfaite et juste assez exacte quant aux grands traits pour ne pas laisser dans l'esprit du lecteur le moindre doute qu'il s'agissait bien là du *Cyrtostomum leucas* d'Ehrenberg, mais les particularités les plus intéressantes de l'être lui ont échappé. C'est ainsi qu'il décrit la vésicule contractile comme entourée de longs prolongements sinueux, état pathologique résultant de la compression et qui ne correspond en rien au réseau vasculaire si remarquable de cet organisme. A plus forte raison n'a-t-il pas étudié la structure de l'endoplasme et n'a-t-il pas limité la couche où siègent les canalicules contractiles ainsi qu'il ressort de l'examen de sa figure 9 où l'on voit les canalicules pénétrer dans l'ectoplasme et atteindre presque la cuticule.

La forme du *Cyrtostomum leucas* (fig. 16) est celle d'un cylindre légèrement aplati, terminé antérieurement par une extrémité convexe régulièrement arrondie et postérieurement par une extrémité obtusément aiguë. Les individus de petite taille ont une tendance à présenter la forme un peu conique figurée par Maupas, mais les plus grands ont au contraire un diamètre à peu près égal dans tous les points de leur largeur, sauf au quart postérieur qui s'atténue pour former la pointe terminale. En examinant l'individu par sa face ventrale, on voit qu'il est un peu déjeté vers la droite et que le bord gauche est convexe, tandis que le bord droit est concave ou rectiligne en avant, convexe en arrière. Le corps est d'une grande flexibilité, mais, contrairement à ce que dit Maupas, ne présente aucune contractilité ; les individus peuvent bien à certaines périodes de leur vie et dans les conditions défavorables avoir une tendance à se ramasser sur eux-mêmes, mais ce n'est point ce que l'on appelle de la contractilité, car dans ce cas les Stylonichies elles-mêmes si rigides d'habitude devraient être dites contractiles puisqu'elles se ramassent sur elles-mêmes pour s'enkyster. Je reviendrai du reste sur ce point en parlant du plasma des Infusoires.

Les dimensions varient beaucoup. Les plus petits individus que j'ai mesurés avaient 0^{mm},150-0^{mm},240 de long sur 0^{mm},050-

0^{mm},070 de large, mais j'en ai trouvé dont la longueur atteignait jusqu'à 0^{mm},480.

La couleur est d'un blanc brillant à la lumière réfléchie et gris jaunâtre à la lumière transmise.

La bouche présente une structure assez compliquée qui n'a pas été décrite d'une façon complète par Maupas et sur laquelle je dois revenir ici. Elle se trouve un peu au-dessus du quart antérieur du corps, sur la face ventrale et près du bord droit (fig. 18). Elle a la forme d'une ouverture ovale à bords nets et s'enfonçant dans l'ectoplasme, dans l'épaisseur duquel elle semble coupée comme avec un emporte-pièce un peu conique. Elle est entourée sur tout son pourtour d'une bande claire superficielle, finement striée, dépourvue de cils et correspondant à une zone sous-jacente dénuée de trichocystes et qui se prolonge en arrière sous forme d'une bande claire, superficielle, dont la largeur va en diminuant. Une membrane très large et très puissante s'insère sur le bord gauche de l'ouverture buccale et en haut et en bas sur les parois mêmes de cette ouverture. Je n'ai pas remarqué d'appareil vibratile sur le bord droit. Vue de face, l'ouverture buccale paraît entourée de points clairs assez forts, qui ne sont autre chose que la coupe optique des baguettes qui en partent en s'enfonçant dans l'endoplasme. Pour bien se rendre compte de leur disposition, il faut les étudier sur un individu vu de profil, légèrement comprimé, et ensuite sur un individu fixé à l'acide osmique dans la même position (fig. 17). On voit alors que ce faisceau de baguettes péri-buccales forme une véritable nasse, mais une nasse à bords réguliers, une nasse fermée dont les baguettes se rejoignent de chaque côté et ne s'écartent que pour laisser passer les corps avalés. Ce faisceau buccal n'est pas limité au niveau de la bouche, mais descend au contraire assez bas. Je me suis assuré de son fonctionnement en voyant par hasard un *Cyrtostomum*, que j'étudiais sous un bon objectif à immersion, s'approcher d'un bol alimentaire de petit volume et l'avaler en écartant les baguettes péri-buccales sans le faire passer, comme je m'y

attendais, par la série des arceaux que forment ces baguettes et que je croyais alors continus. Cette bouche est susceptible d'une dilatation pour ainsi dire indéfinie; j'ai vu dans le corps des *Cyrtostomum* d'énormes rotifères dont le volume égalait ou dépassait même la moitié du leur. Jamais il ne s'y forme de bols vacuolaires comme chez les Infusoires à tourbillon alimentaire; l'individu se promène partout, palpe avec sa lèvre et avale.

L'anus est situé au tiers inférieur du corps, sur la face ventrale et sur la même ligne que la bouche, c'est-à-dire à l'extrémité inférieure de la ligne claire qui fait suite à celle-ci.

La couche périphérique du corps se compose d'une fine cuticule et d'un ectoplasme peu épais renfermant de nombreux trichocystes épars. Cet ectoplasme n'est pas aussi nettement délimité de l'endoplasme que chez d'autres espèces, les *Paramæcies*, par exemple, mais on peut y distinguer deux couches ne différant l'une de l'autre que par la présence des trichocystes dans la première. Ceux-ci laissent, en effet, au-dessous d'eux une zone très mince, claire, dans laquelle se forment les canalicules du système contractile (fig. 21). C'est dans cette zone que se trouve localisée la contractilité rythmique, et c'est dans son épaisseur que se forme également la vésicule contractile. Cette couche ectoplasmique inférieure est, comme la couche à trichocystes d'ailleurs, composée d'un plasma finement granuleux mais très homogène, et si la couche à trichocystes paraît sur une coupe optique à faible grossissement un peu plus claire que le reste du corps, c'est uniquement à cause de la présence, dans son épaisseur, des trichocystes dont la substance est claire et transparente. La surface du corps est garnie de cils très fins, très courts, rangés en lignes régulières longitudinales.

Immédiatement au-dessous de l'ectoplasme, et en rapport direct avec lui par de nombreux trabécules, se trouve l'endoplasme. Celui-ci laisse voir même sur le vivant et surtout sur les individus vides de nourriture une structure réticulée très accentuée et que l'on met encore plus complètement en

évidence par un traitement convenable. J'insiste sur ce fait de la visibilité du réticulum chez l'individu vivant, car l'on ne peut arguer ici que c'est l'action des réactifs qui détermine la coagulation du plasma en forme de réseau. On peut chez le *Cyrtostomum* étudier la disposition des mailles sans l'aide d'aucun réactif et simplement en examinant un individu à jeun et il est étonnant que Maupas l'ait décrit comme ne présentant rien de particulier. Cet endoplasme est formé au contraire de mailles très égales, remplies de paraplasma (voy. la partie générale de ce travail au chapitre : *Constitution anatomique*). Ces mailles, ou pour mieux dire ces aréoles m'ont paru un peu plus larges immédiatement au-dessous de la couche ectoplasmique à laquelle elles sont adjacentes (fig. 19 et 21). Quant au réticulum, il est formé de trabécules d'un protoplasma très transparent renfermant des granulations grisâtres. Lorsqu'une proie pénètre dans cet endoplasme, elle en brise naturellement les mailles et se trouve par conséquent entourée d'une zone protoplasmique d'épaisseur variable, résultant de la fusion de tout le protoplasma qu'elle a déplacé.

J'en arrive maintenant au point le plus intéressant de l'histoire du *Cyrtostomum leucas*. Je veux parler de la vésicule contractile et de tout le système vasculaire réticulé qui s'y rattache. Si au lieu de comprimer un individu pour l'examiner, ce qui détermine en effet par la rupture et la fusion des canalicules la formation pathologique d'un certain nombre de canaux sinueux, on le met au contraire sur une lame recouverte d'une lamelle en ayant soin de faire reposer celle-ci sur des cales de papier pour éviter toute compression et si on l'examine, lorsque son corps est dépourvu de matières qui en diminuent la transparence, avec un bon objectif à immersion, l'on voit au-dessous de la couche à trichocystes et entourant le corps comme d'un filet, tout un système de canaux anastomosés doués de contractions brusques (fig. 20). Et si maintenant on suit ces canaux vers la périphérie du corps, il est facile de voir qu'ils s'arrêtent et se forment juste au-dessous de la couche à trichocystes comme les montre en coupe très

grossie la figure 21. Tous ces canaux communiquent avec la vésicule contractile par l'intermédiaire de quelques-uns d'entre eux et celle-ci peut être considérée comme une simple dilatation de la couche contractile qui en forme les parois exactement comme elle forme celle des canalicules. Au-dessus de la vésicule contractile se trouve placé un pore percé dans l'épaisseur de l'ectoplasme et dont les parois ne reviennent jamais sur elles-mêmes. Dans quelque période que se trouve la vésicule, en pleine diastole même, on l'aperçoit toujours avec un diamètre égal ; seulement la couche contractile dont les bords tendent à se réunir, ferme, au moment de la diastole, le pore béant par une mince lame de protoplasma qui cède à la poussée du liquide au moment de la systole (fig. 19).

Le noyau présente la forme d'un disque aplati, presque invisible sur le vivant lorsqu'on le voit de face, très visible au contraire lorsqu'on le voit de côté. Sa substance est finement et uniformément granuleuse. Il est entouré d'une membrane d'enveloppe facile à mettre en évidence et accompagné d'un petit nucléole latéral. Sa position dans le corps varie beaucoup, tant comme orientation que comme situation.

J'ai souvent observé la division transversale du *Cyrtostomum leucas*. Le premier signe de cette division est la formation d'une seconde vésicule contractile située très près de la première et douée de contractions alternantes. Ensuite apparaît bientôt un étranglement entre ces vésicules qui s'écartent de plus en plus l'une de l'autre par suite de l'allongement du corps. Enfin, au moment où les deux individus se séparent, ils ne sont pas absolument semblables, l'antérieur étant tronqué en arrière et le postérieur l'étant en avant. Cette déformation disparaît du reste rapidement.

3. *Ophryoglena atra* Ehr.

Fig. 22-27.

Cette espèce a été décrite par Ehrenberg dans ses *Infusionsthierchen* et figurée par lui d'une façon assez exacte (1). Depuis lors, aucun auteur, sauf Sav. Kent qui ne fait d'ailleurs que reproduire les figures d'Ehrenberg, n'en a donné une histoire complète et pourtant son organisation offre plusieurs points dignes d'intérêt. La vésicule contractile notamment représente un type absolument particulier et les granulations violettes dont son corps est bourré lui donnent un aspect tout à fait différent de celui que présentent les individus à protoplasma incolore, à tel point qu'il y a là un véritable dimorphisme et que l'on serait naturellement porté à faire deux espèces de ces deux formes si l'on ne trouvait entre elles toutes les phases de transition.

J'ai rencontré l'*Ophryoglena atra* un peu partout dans les eaux douces stagnantes, en 1884 à Toulouse dans les bassins du jardin botanique où il n'était représenté que par des individus incolores, en 1885 dans les bassins du jardin botanique du Muséum de Paris et enfin dans la grande mare du Muséum, où prédominent au contraire les individus très pigmentés à l'exclusion des individus incolores. La forme du corps (fig. 22) est un peu celle d'une raquette à bords parallèles, arrondie antérieurement et obtusément aiguë à son extrémité postérieure. Le corps est déprimé dans le sens dorso-ventral, la face dorsale étant convexe, la face ventrale presque rectiligne. Chez les individus incolores la forme est un peu différente. On remarque en effet (fig. 24) que le bord droit est presque rectiligne, le bord gauche au contraire fortement convexe et la pointe de l'extrémité postérieure un peu déjetée vers la gauche. L'aplatissement dorso-ventral est beaucoup plus accusé, au point que la fosse buccale s'atténue presque entiè-

(1) *Infusionsthierchen*, 1838, p. 360, Taf. XL, fig. VI, 1, 2, 3.

rement et que l'organisme paraît presque lamelliforme. Le corps est rigide et dépourvu de contractilité.

La couleur des individus types est d'un noir tirant sur le violet lie de vin qui rend le corps absolument opaque. Certains individus sont noirs dans une partie du corps, incolores dans l'autre. Enfin les individus incolores ont un protoplasma transparent grisâtre.

Les dimensions assez constantes varient entre 0^m,120 et 0^m,140 de longueur sur une largeur de 0^m,050-0^m,060.

La bouche située sur la face ventrale, au tiers antérieur et un peu à droite de la ligne médiane, est précédée d'une dépression ou d'une fosse creusée dans la face ventrale. Elle a la forme d'une ouverture ovalaire, munie de deux lèvres vibratiles, dont l'une, celle de gauche, est beaucoup plus développée et apparaît en saillie sur les individus émaciés vus de profil (fig. 25); la lèvre de droite est beaucoup plus étroite et plus difficile à voir. A la suite de l'ouverture buccale vient un pharynx qui descend parallèlement au grand axe du corps dans le protoplasma. La fosse buccale, la bouche et le pharynx forment chez les individus opaques une zone claire longitudinale à droite de la ligne médiane. Je n'ai pas observé la position de l'anus.

La couche périphérique du corps se compose d'un ectoplasme recouvert d'une fine cuticule. Celle-ci porte des rangées longitudinales très serrées de cils fins, courts et égaux. L'ectoplasme est garni de trichocystes forts et nombreux, mais qui ne se voient pas du tout chez les individus noirs. Pour les étudier et apprécier l'épaisseur de la couche qui les renferme, il faut s'adresser à des individus incolores, et alors on reconnaît que la couche à trichocystes est bien délimitée, plus épaisse en avant et en arrière que sur les côtés, fort mince sur les faces dorsale et ventrale. Chez tous les individus, colorés ou non, on observe à la partie antérieure et adossée à la face interne de l'ectoplasme un amas de granulations pigmentées.

L'endoplasme de l'*Orphryoglana atra* est très nettement réticulé; chez les individus noirs la coloration est due à des

granulations lie de vin foncé très petites et qui ont leur siège dans le réticulum, le paraplasma étant toujours absolument incolore. Lorsqu'on comprime fortement un individu de façon à provoquer la sortie de l'endoplasme et à mettre en liberté ses granulations, on voit qu'elles sont animées d'un mouvement brownien très vif.

La vésicule contractile est particulièrement remarquable; elle est placée contre la face dorsale, un peu à gauche de la ligne médiane et se présente sous la forme d'une boule à parois très épaisses constituées par un ectoplasme absolument incolore et dénué de granulations noires, de sorte qu'elle tranche vivement par sa teinte claire sur le corps foncé de l'Ophryogène. Elle communique au dehors par quatre pores un peu allongés et disposés en losange (fig. 26 et 27). Ces pores restent toujours ouverts et ne sont fermés pendant la diastole que par une lame mince d'ectoplasme. Mais ce qui frappe surtout quand on étudie le fonctionnement de cette vésicule, c'est que jamais son diamètre extérieur ne subit de modifications. En pleine diastole (fig. 27) elle a la forme d'une sphère creuse dont la paroi interne est parfaitement lisse et circulaire et dont la paroi externe se confond insensiblement avec l'ectoplasme environnant. Quand la systole se produit, la paroi interne seule exécute un mouvement de convergence vers le centre; mais tous ses points ne se rapprochant pas avec la même rapidité, il se produit des trabécules rayonnants qui vont se joindre au centre de la vésicule et circonscrivent un certain nombre de vacuoles, rudiments de la nouvelle vésicule, en même temps que vestiges de l'ancienne qui vient de disparaître (fig. 26). De sorte qu'en résumé ce sont les parois contractiles de la vésicule qui, par des mouvements rythmiques de relâchement et de condensation de leur propre substance, exécutent la systole et la diastole. Je me propose de revenir sur ce nouveau type de vésicule en parlant de la vésicule contractile en général.

Le noyau a la forme d'une masse ovoïde granuleuse munie d'une membrane d'enveloppe. Je n'ai pas vu de nucléole. Sa

position varie dans le corps, mais elle m'a paru constante sur le même individu.

L'*Ophryoglana atra* se reproduit par division transversale. La vésicule contractile se dédouble avant l'apparition du moindre étranglement.

4. *Ophryoglana flava* Ehr.

Fig. 33-36.

Tous ceux qui ont étudié les ciliés savent à quel point il est souvent difficile d'identifier les formes que l'on rencontre avec celles décrites par les auteurs de date même relativement récente, comme Ehrenberg et Dujardin par exemple. C'est surtout pour les Holotriches et les Péritriches qui n'ont encore donné lieu à aucune grande publication d'ensemble que cette difficulté se complique le plus ; aussi est-ce avec un certain doute que je décris ici la forme que j'ai rencontrée dans les eaux du Muséum sous le nom d'*Ophryoglana flava* Ehr. Il est même fort probable que je n'eusse point fait cette identification, si je n'avais eu que les dessins d'Ehrenberg sous les yeux (1), car les contours de sa *Bursaria flava* sont réellement différents de ceux de l'infusoire que j'ai trouvé. J'y ai été décidé par l'opinion de Claparède et Lachmann qui ont observé cette espèce et qui s'expriment à son sujet de la façon suivante (2) : « Du reste l'*O. flava* est très variable de forme à moins qu'il n'y ait peut-être plusieurs formes voisines mais spécifiquement différentes. La forme type est piriforme, renflée en avant et terminée en pointe en arrière. Mais il arrive souvent qu'on trouve des *Ophryoglènes* de forme précisément inverse, c'est-à-dire terminées en pointe en avant et largement arrondies en arrière. » Si j'ajoute à cela que, dans les individus observés par moi et dans les figures d'Ehrenberg, le noyau, la vésicule

(1) *Infus.*, Taf. XXXV, fig. II, 1, 2, 3, S. 330.

(2) *Études*, p. 258.

contractile et les granulations du corps présentent la même disposition, j'aurai énuméré toutes les raisons qui m'ont décidé à déterminer ainsi l'infusoire que j'ai trouvé (1).

L'*Ophryoglena flava* vit dans les mares au milieu des feuilles mortes et des conferves, mais disparaît rapidement dès que survient la putréfaction. Elle nage en tournant constamment sur son axe avec une rapidité telle qu'il est absolument impossible de la suivre sous le microscope et qu'il faut profiter d'une circonstance heureuse, emprisonnant l'infusoire dans un étroit espace pour l'étudier et en reconnaître les caractères.

La forme des individus en pleine activité (fig. 33) est celle d'une poire très allongée et légèrement déjetée d'un côté, l'extrémité antérieure étant toujours la plus aiguë. Nous pouvons reconnaître, quant à la position de la bouche, une face ventrale convexe, une face dorsale concave en avant et convexe en arrière et deux faces latérales convexes. Cette forme n'est pas persistante, car plus facilement encore que le *Colpoda cucullus* ou l'*Amphileptus moniliger*, l'*Ophryoglena flava* se contracte en boule et sécrète un kyste; il suffit souvent pour l'en faire sortir de frapper la lame à petits coups sur la platine du microscope ou d'ajouter à la préparation une goutte d'eau fraîche. Le corps est flexible mais non contractile, du moins dans le sens où on l'entend d'habitude.

Sa couleur est d'un beau vert-olive au moment de la récolte, mais elle passe rapidement dans les cultures au jaune sale plus ou moins teinté de vert.

La taille varie de 0^{mm},200 à 0^{mm},150 de longueur.

J'ai pu étudier à loisir la bouche de cet infusoire qui présente les caractères types de celle des Ophryoglènes, comme

(1) J'ai eu, depuis la rédaction de ce travail, l'occasion de revoir de nombreux exemplaires de l'*O. flava*, et de constater les mêmes variations de forme signalées par le savant genevois; j'ai pu constater également la présence de l'organe en verre de montre décrit par Lieberkühn, mais sans en approfondir la structure. Il m'a été cependant facile de constater que cet organe réduit immédiatement l'acide osmique et apparaît alors comme une petite sphère d'un noir violacé située à côté de la bouche.

les comprennent Claparède et Lachmann. Depuis ces auteurs on a placé dans ce genre une foule d'espèces, dont la bouche est absolument différente, et il est à prévoir qu'un remaniement complet de leur classification deviendra bientôt nécessaire. Quoi qu'il en soit, voici comment la bouche se présente chez l'*O. flava*.

Vue de face (fig. 34), elle a la forme d'une ouverture semi-circulaire, en croissant, placée au tiers antérieur de la face ventrale et à convexité tournée vers la droite. Elle est bordée sur tout son pourtour d'un mince bourrelet cuticulaire hyalin et présente sur son bord convexe seulement une rangée de cils convergeant vers le centre et beaucoup plus forts que ceux qui garnissent le reste de la cuticule. Ces cils s'enfoncent dans la cavité du corps en formant une spirale (fig. 33). Vue de profil, ils apparaissent comme un petit pinceau ciliaire dépassant notablement les cils voisins. Faisant suite à la bouche se trouve un œsophage, qui d'abord semi-circulaire devient bientôt cylindrique et s'enfonce obliquement dans le protoplasma, en affectant une disposition hélicoïdale absolument remarquable. Dans l'intérieur de cet œsophage se trouve un organe vibratile, qu'il m'a été impossible de rattacher à une membrane ou à des cils à cause de l'opacité du corps.

Je n'ai pas déterminé la position de l'anus.

L'*Ophryoglena flava* présente un ectoplasme très peu différencié et recouvert d'une fine cuticule. Celle-ci présente une striation longitudinale très serrée, correspondant à des rangées de cils fins, courts et nombreux.

Le protoplasma est, comme je l'ai dit plus haut, obscurci par des granulations vertes très nombreuses, serrées les unes contre les autres et laissant à peine apercevoir la vésicule contractile. Mais, si l'on conserve des individus dans la chambre humide, ces granulations disparaissent rapidement, et l'on peut alors reconnaître la position des organes intérieurs.

La vésicule contractile est placée sur le côté gauche du corps et présente une forme de systole particulière (fig. 35).

En pleine diastole elle a la forme sphérique que présentent d'habitude ces organes, mais au moment où commence la systole le fond de cette vésicule, c'est-à-dire le point directement opposé au pore, s'aplatit et s'invagine dans l'intérieur, repoussant ainsi le liquide au dehors et agrandissant en même temps le diamètre transversal de la vésicule, qui, au moment de terminer sa systole, présente une forme absolument aplatie. J'ai représenté sur la figure 35 en lignes ponctuées quatre des principaux temps du phénomène. Si au lieu d'examiner la vésicule de profil on l'observe de face, on peut voir que la systole se fait plus rapidement dans le sens latéral que dans le sens longitudinal, de sorte qu'en se contractant elle prend la forme d'un ovale. Les contractions de cette vésicule sont rapides et se font six fois environ par minute à la température de 18 degrés.

Le noyau placé à peu près au centre du corps a la forme d'une masse ovoïde allongée. Je n'ai pas de renseignements sur sa constitution intime ni sur la présence ou l'absence du nucléole.

La reproduction de l'*Ophryoglena flava* a toujours lieu dans un kyste mince, exactement de la même manière que chez le *Colpode*. L'infusoire se met en boule, tourne sur lui-même et sécrète son kyste, puis continue à tourner jusqu'au moment où un étranglement annulaire paraît, qui le divise en deux parties égales en s'accentuant de plus en plus. J'ai toujours vu les jeunes individus sortir du kyste sans autre division ultérieure, le fait se produisant ici exactement comme chez le *Prorodon niveus*. Les kystes de division diffèrent des kystes de conservation par plusieurs caractères. Leur enveloppe est mince, glutineuse, sans consistance. De plus le protoplasma conserve sa couleur verte qui s'accentue plutôt par suite de la condensation du corps (fig. 36). Chez les kystes de conservation au contraire, le protoplasma est jaunâtre, transparent et ne contient que des granulations réfringentes incolores, comme celles que l'on trouve sur les individus en chambre humide.

La division demande cinq ou six heures pour s'effectuer complètement dans la chambre humide à 17 degrés.

5. *Plagyopyla fusca* Quenn.

Fig. 28-32.

Je laisse ici, sous le nom de *Plagyopyla*, une espèce que Quennerstedt a décrite sous le nom de *Panophrys fusca* (1) et que Saville Kent rapporte avec doute au genre *Plagyopyla* (2). En fait, il existe une telle confusion dans cette famille des Ophryoglenidæ, qu'il faudrait la remanier de fond en comble et qu'il nous est absolument impossible d'assigner une place quelconque à n'importe quel infusoire de cette famille. L'important pour nous, du reste, est de savoir au juste à quelle forme nous avons affaire et de pouvoir lui appliquer un nom sous lequel on puisse la retrouver.

Le *Plagyopyla fusca* vit dans l'eau de mer parmi les algues, et disparaît dès que la putréfaction du milieu devient un tant soit peu intense. Je l'ai trouvé en assez grande quantité dans les algues du vivier du laboratoire de zoologie maritime de Concarneau pendant l'été de 1886. Ses mouvements sont rapides et continus; il avance rapidement en se balançant sur son axe et ne s'arrête une seconde que pour changer de direction.

Il présente la forme d'un cylindre également arrondi aux deux extrémités (fig. 28), légèrement déprimé dans le sens dorso-ventral et un peu déjeté de côté. Cette déviation latérale semble pouvoir se faire tantôt du côté droit, tantôt du côté gauche selon les individus, particularité que j'ai également remarquée d'ailleurs chez une autre espèce marine, le *Phylaster digitiformis*, et que j'ai signalée dans un travail anté-

(1) *Sveriges Infusorie fauna* (Acta Universit. Lundensis, 1869).

(2) Saville Kent, *A Manual of the Infusoria*, vol. II, p. 539, pl. XXVI, fig. 70.

rieur à celui-ci (1). Le corps est flexible, non contractile.

La couleur générale du corps est blanchâtre à la lumière réfléchie et grisâtre par transparence.

Les dimensions sont de 0^{mm},210 à 0^{mm},170 en longueur sur une largeur de 0^{mm},040 à 0^{mm},030.

La bouche, située sur la face ventrale et éloignée de l'extrémité antérieure d'une longueur à peu près égale à la sienne propre, a la forme d'un ovale très allongé et siégeant au niveau même de la cuticule sans adjonction d'aucune fosse préorale; elle est bordée d'un fin bourrelet cuticulaire qui se prolonge très loin le long du corps sous forme d'une ligne claire dont l'épaisseur s'atténue peu à peu et donne l'impression d'une suture superficielle de la cuticule, disposition tout à fait comparable à celle de la bouche du *Cyrtostomum leucas*. Le bord gauche de l'ouverture buccale est garni d'une membrane ondulante peu saillante sur le vivant, le bord droit en possède également une, mais très peu visible, et qui n'a pu être mise en évidence que par une heureuse préparation. Ayant, en effet, fixé un *Plaggyopyla* par le sérum iodé, et l'ayant légèrement comprimé, je vis les deux lèvres faire saillie au dehors et apparaître sur l'individu de profil (fig. 30) comme deux expansions inégales, mais facilement discernables grâce à leur transparence.

Il ne m'a pas été possible de voir le pharynx court et tubuleux décrit par Quennerstedt, à moins que l'on ne considère comme tel l'épaisseur de l'ouverture pratiquée dans l'ectoplasme. L'anus est invisible sur le vivant, et je n'ai point saisi la défécation.

La couche périphérique de cette espèce est très bien différenciée et peut être en tous points comparée à celle du *Paramœcium aurelia*. Elle se compose d'un ectoplasme épais, traversé par de nombreux trichocystes et d'une cuticule fine, hyaline, très facile à mettre en évidence par l'acide acétique à

(1) Note sur les Infusoires ciliés de la baie de Concarneau (*Journal de l'anatomie*, 1885, p. 1 du tirage à part, pl. XXVIII, fig. 1 et 2).

1 pour 100. A un faible grossissement, cette cuticule paraît striée longitudinalement, mais cette apparence provient seulement de ce que les petits tubercules arrondis qui garnissent sa surface sont plus rapprochés dans ce sens que dans le sens transversal. Il est facile de s'assurer de cette disposition sur un individu comprimé (fig. 29). En tuant le *Plagyopyla* par le sérum iodé faible, on provoque la décharge générale de ses trichocystes, qui apparaissent alors comme de fins filaments munis à leurs extrémités d'un renflement ovoïde et très aigu (fig. 31).

L'endoplasme est chargé de fines granulations grises, réfringentes, et contient souvent de longs brins d'oscillaires et des débris de ces algues en voie de digestion. A l'extrémité antérieure gauche du corps, l'on voit souvent une tache formée de granulations qui ne paraissent pas toujours s'arrêter à l'ectoplasme, mais qui pénètrent au contraire dans sa substance. Cette tache m'a paru assez constante.

Les vésicules contractiles, au nombre de deux, sont placées aux quarts antérieur et postérieur du corps; elles ne présentent rien de particulier sur l'individu normal, mais lorsqu'on le comprime on voit alors des ramifications s'étendre en tous sens en partant des vésicules et contourner le corps, en passant entre l'ectoplasme et l'endoplasme. C'est là une reproduction en quelque sorte artificielle de l'état normal d'une autre forme sur laquelle nous avons fait d'intéressantes constatations, le *Cyrtostomum leucas*.

Le noyau siégeant d'habitude au niveau de la vésicule contractile antérieure présente sur le vivant (fig. 29, *n*) une apparence singulière, apparence qui rappelle un peu les mamelons et les inégalités de celui du *Par. Aurelia* à certaines périodes de sa vie, mais ici les mamelons sont réguliers et affectent la forme de côtes, de sorte que ce noyau a la forme d'un melon dont les côtes s'atténueraient vers un des pôles. Cette apparence singulière disparaît à la fixation, et l'on a alors une masse ovoïde (fig. 32) entourée d'une membrane d'enveloppe très fine et composée d'une masse hyaline dans laquelle gisent

des granulations assez grosses, homogènes et facilement discernables.

Je n'ai pas assisté à la multiplication du *Plagyopyla fusca*.

6. *Balantidium elongatum* St.

Fig. 37-42.

D'après Stein, qui a décrit pour la première fois ce *Balantidium* (1), plusieurs auteurs l'auraient signalé avant lui, mais sans l'étudier d'une façon complète; ainsi Siebold l'aurait vu en 1844 dans le duodenum du *Triton taeniatus* et l'aurait pris pour une forme de *B. entozeon*; il en aurait été de même de Claparède et Lachmann (2) et de Perty, qui l'aurait décrit sous le nom d'*Opalina Tritonis* (3). Quoi qu'il en soit, dans le tome II de son *Organismus*, Stein a repris l'histoire de ce *Balantidium* et l'a complétée par des figures (4). De tous les *Balantidium* étudiés par Stein, c'est certainement cette espèce qui l'a été le plus imparfaitement. La facilité avec laquelle elle se déforme au moindre changement de milieu a été cause que les figures qu'en a données le savant allemand, représentent non des individus normaux, mais bien des formes pathologiques résultant d'un commencement d'altération. De plus certaines de mes observations ne concordent pas avec les siennes; il place à tort l'anus à l'extrémité postérieure du corps, et il ne donne aucun détail sur la division et les phases successives du développement de cet organisme. Comme d'autre part j'ai eu l'occasion de m'en servir dans le cours de mes recherches sur la constitution du protoplasma et que j'y ai constaté des faits intéressants, toutes ces raisons m'engagent à donner ici l'histoire complète du *Balantidium elongatum*.

L'habitat favori du *Balantidium* est le duodénum des Tri-

(1) *Amkl. Ber. der Karlsbader Naturforschervers.*, V. 1862, S. 165.

(2) *Études*, p. 248.

(3) *Zur kenntniss kleinst. Lebensformen*, S. 156, Taf. 7, fig. 11, 1852.

(4) *Der Organismus der Inf. II abth. Heterotrichen*, 1867, S. 319, Taf. XIV, fig. 11-13.

tons; je l'ai rencontré sur les deux espèces que j'ai eu l'occasion de disséquer, l'*Alpestris* et le *Marmoratus*, et cela en quantité parfois prodigieuse. Chez un Triton gardé à jeun pendant quelques jours, ces infusoires avaient pris un tel développement qu'en exprimant le contenu de son duodénum sur une lame de verre, j'obtins une masse compacte semblable à un petit amas de sable et qui n'était composée que d'infusoires. Si l'on se sert d'eau pour délayer le contenu du duodénum, les *Balantidium* s'altèrent rapidement, tandis qu'avec le liquide de Kronecker (sel marin, 6 grammes; soude caustique, 0,60; eau distillée, 1000), ils conservent très longtemps leur forme à la condition que le liquide ne soit pas soumis à l'évaporation. J'ai réussi à en conserver de vivants pendant plus de quinze jours dans un verre de montre placé sous la chambre humide, et pour les étudier à loisir j'en prenais quelques-uns que je recouvrais d'une lamelle, puis je lutais à la paraffine; le défaut d'air leur étant beaucoup moins nuisible que la concentration du liquide.

Étudié dans ces conditions le *Balantidium elongatum* a la forme d'une massue légèrement déprimée dans le sens dorso-ventral, tronquée obliquement de gauche à droite en avant et terminée postérieurement par une queue très allongée, mais obtusément arrondie à son extrémité (fig. 37). Il présente une face dorsale légèrement convexe, une face ventrale, celle qui porte la bouche, deux faces latérales et un bord antérieur qui, partant de la face latérale gauche, descend obliquement vers la droite. Cette forme s'altère rapidement, et l'animal prend souvent la forme en fuseau figurée par Stein; ou bien il s'aplatit, devient presque rubané, se courbe sur lui-même en amprostothonos et peut vivre longtemps dans cet état.

Bien que susceptible de changements provoqués par les modifications de milieu, le corps ne présente aucune contractilité spontanée, mais seulement une certaine flexibilité.

Sa couleur est d'un blanc grisâtre à la lumière réfléchie. A la lumière transmise, le corps est presque opaque par suite du grand nombre de granulations renfermées dans le proto-

plasma, l'extrémité antérieure et les côtés présentent toujours cependant plus de transparence.

Les dimensions varient beaucoup, les plus grands individus mesurent de 0^{mm},350-0^{mm},200 de long; les plus petits, 0^{mm},060.

La bouche (fig. 38 et 39) située à l'extrémité antérieure du corps a la forme d'une fossette triangulaire, dont la base se confond avec le bord antérieur du corps; sa longueur totale égale à peine le sixième de la longueur totale de l'organisme. Son bord droit affleure presque le bord droit du corps, tandis que son bord gauche descend verticalement un peu à droite de la ligne médiane. Pour bien l'étudier, il faut comprimer légèrement un individu placé sur le bord gauche, et la présentant alors bien de face on reconnaît qu'elle est entourée d'un bourrelet clair et transparent sur lequel viennent s'insérer des cils vibratiles un peu plus longs que ceux qui garnissent le reste du corps. Ceux du bord droit sont dirigés en dehors et en bas; mais, au fur et à mesure qu'on s'élève vers le front, on voit leur direction se modifier, de sorte que ceux qui garnissent le bord antérieur de la bouche se dirigent vers la gauche, et ceux du bord gauche vers le bas et en dedans. Contre le bourrelet buccal du côté droit, l'on remarque une membrane vibratile étroite qui, dans l'état de dilatation de la bouche, recouvre à peine le tiers de la fosse buccale, tandis que dans l'état de contraction elle la ferme presque entièrement. J'ai observé, en effet, que la bouche du *Balantidium* pouvait présenter différentes formes et que, quand l'individu était gêné, il rapprochait les deux bords de son bourrelet buccal de façon à ne plus laisser de libre que l'extrémité supérieure de la bouche (fig. 39). Les aliments semblent tomber directement dans le plasma.

L'anus est situé, non pas comme le figure Stein, à l'extrémité postérieure du corps, mais bien au tiers inférieur de celui-ci et sur la même ligne que la bouche. Il n'est pas visible sur le vivant, mais chez des individus fixés et favorablement disposés, on le voit souvent, comme une ouverture béante dans laquelle s'invagine la cuticule (fig. 41).

Il existe sur toute la surface du corps du *Balantidium* une cuticule très épaisse sans structure apparente et que l'on peut rapprocher de la cuticule des Paramécies. Cette enveloppe résiste à la diffuence, et j'ai vu des individus se vider entièrement tandis qu'elle demeurerait comme un sac inerte. Elle résiste à la potasse, ou du moins si l'on traite par l'acide une cuticule devenue presque invisible sous l'action de l'alcali, elle reprend promptement sa forme et son volume normaux. J'y reviendrai en parlant de l'enveloppe des ciliés.

Les cils du *Balantidium* sont implantés en lignes très serrées sur cette cuticule, ils sont très fins, très égaux et très courts, mais présentent le mouvement ondulatoire si fréquent chez les infusoires parasites.

Le protoplasma du corps de cette espèce m'a présenté des détails fort intéressants. Sur le vivant, et chez les individus normaux, on distingue une zone périphérique claire assez étroite, et une zone centrale rendue opaque par suite de l'accumulation de granulations réfringentes. Ces granulations m'ont présenté toutes les réactions habituelles des grains amyloïdes découverts par Bütschli (1) dans l'endoplasme des grégarines, et par Maupas (2) dans celui des *Nyctotherus* et des *Balantidium*. J'y ai constaté également au centre la zone claire décrite par Maupas dans ceux des *Coleps hirtus* après l'action des réactifs. Si l'on abandonne à eux-mêmes à l'air libre des *Balantidium* ainsi chargés de grains sur une lame de verre, ces grains disparaissent dans très peu de temps et les individus deviennent absolument transparents. Il y a là une usure rapide de l'aliment de réserve sur laquelle je reviendrai en parlant de la physiologie de la nutrition. J'ai même souvent observé une sorte d'expectoration par la bouche de ces grains amyloïdes. Il semble que l'individu ne pouvant diffuser à cause de l'épaisseur de sa cuticule, rejette son protoplasma

(1) Bütschli, *Bemerkungen über einen der Glycogen verwandten Körper in den Gregarinem*. (Zeitschrift für Biologie, Bd. XXI, 1885, p. 603).

(2) Maupas, *Sur les granules amyloïdes du cytosome des Grégarines* (Comptes rendus, 1886).

par le seul point du corps où aucun obstacle ne s'y oppose. Quoi qu'il en soit, au bout d'une demi-heure le corps est devenu absolument transparent. Si, à ce moment, on fixe par l'acide osmique et qu'on lave rapidement à la potasse, puis à l'acide acétique, faible on voit apparaître une structure réticulée excessivement nette (fig. 42), plus serrée à la surface où elle forme des mailles polygonales analogues à celles décrites par Bütschli chez l'*Opalina ranarum*, qu'au centre où ses trabécules plus inégaux et plus lâches forment des aréoles de diverses dimensions.

Je dois relater ici quelques observations qui sembleraient indiquer qu'il existe chez le *Balantidium* une sorte de tendance à la formation d'un tube digestif; en d'autres termes, que le protoplasma du corps aurait une tendance à s'ouvrir devant les aliments suivant une direction déterminée. Il m'est arrivé plusieurs fois, en traitant par la potasse un individu préalablement fixé par l'acide osmique et en lavant ensuite à l'acide acétique dilué, de faire apparaître une zone claire, un écartement de protoplasma formant un tube coudé allant de la bouche à l'anus (fig. 41). D'autres fois, sur des individus fixés à l'acide osmique et colorés au carmin aluné acétique, j'ai vu d'une façon beaucoup plus nette un canal partant de l'anus et se dirigeant vers la partie antérieure du corps. Je me contente de relater ici ces observations, me réservant d'en parler plus longuement dans la partie générale au chapitre de la *Digestion*.

Stein décrit chez le *Balantidium elongatum* deux vésicules contractiles à diverticulums souvent très écartés; j'ai vu les vésicules, mais leurs contractions m'ont complètement échappé. Elles doivent être très espacées, car j'ai recherché ce détail avec attention.

Le noyau a la forme d'un corps arrondi deux fois aussi long que large, recourbé en C et contenant le nucléole dans sa courbure. Sa position dans le corps est très variable, tantôt au centre, tantôt vers l'une des extrémités. Il se compose d'une fine membrane d'enveloppe et d'un contenu granuleux. Sous

l'action de la potasse, les granulations se dissolvent et l'on voit apparaître un fin réticulum à mailles très égales, polygonales. C'est dans l'épaisseur de ce réticulum que sont logées les granulations. Quelque soin que j'aie mis à découvrir sur des noyaux bien fixés à l'acide osmique le boyau nucléinien généralisé par Carnoy, même chez les Infusoires, jamais je n'ai pu voir autre chose que des granulations. Cette conception d'un boyau nucléinien à l'état de repos n'est du reste pas exacte, au moins en ce qui concerne les ciliés ; je ne nie pas qu'elle puisse se présenter, mais chez beaucoup d'espèces il existe, en réalité, des granulations parfaitement distinctes.

Le *Balantidium elongatum* se multiplie rapidement par division transversale. L'individu s'étrangle à sa partie médiane ; le noyau s'allonge au point d'occuper presque toute la longueur du corps et à ce moment il présente l'aspect strié si souvent décrit par les auteurs. Cet aspect strié est-il dû à l'allongement des granulations qui formeraient alors des filaments ou simplement à l'orientation longitudinale de ces granulations, c'est ce que je n'ai pu nettement décider ; mais je pencherais plutôt vers la seconde hypothèse. A mesure que s'accroît l'étranglement médian, le noyau continue à s'allonger et se recourbe sur lui-même de telle sorte qu'au moment où les deux parties résultant de la division vont se séparer, elles sont munies chacune d'un long boyau nucléaire continu très étroit et replié sur lui-même. C'est dans cet état qu'à lieu la séparation, mais les deux individus nouveaux ont besoin d'un certain temps pour atteindre la forme normale. L'individu antérieur en effet à la forme d'une poire à l'extrémité supérieure de laquelle est la bouche ; l'individu inférieur conserve au contraire la forme en massue et n'a encore qu'une ouverture buccale rudimentaire. La reconstitution de leurs formes s'effectue parallèlement à la rétraction du boyau nucléaire qui revient peu à peu sur lui-même pour reprendre la forme en C.

Le nucléole se divise de bonne heure sans présenter la forme allongée du noyau.

Dans toute la partie inférieure de l'intestin du triton et

même dans le duodénum où ils sont pourtant beaucoup plus rares, l'on trouve de petits individus de *Balantidium* (fig. 40), résultant de la division des gros individus sans accroissement ultérieur et sans régénération buccale. Ces petits individus dont la taille ne dépasse pas 0^{mm},060 sont globuleux, très opaques, pourvus d'un noyau semblable à celui de l'adulte et recouverts d'un épais manteau ciliaire. Ils abondent surtout dans le rectum du triton. Chez la plupart d'entre eux l'on aperçoit au centre du corps une traînée claire bien nette allant de l'extrémité antérieure à l'extrémité postérieure (fig. 40) et qui apparaît comme une raréfaction du protoplasma à cet endroit.

On serait tenté de croire que ces petits individus sont des germes destinés à s'enkyster et à effectuer au dehors la propagation de l'espèce, mais jamais je n'ai pu constater le moindre kyste ni dans l'intestin du triton ni dans ses excréments. Par contre j'ai observé que ces petits individus vivaient très bien dans l'eau contrairement aux grands et j'en ai conservé très longtemps, plus de huit jours, dans ce véhicule sous la chambre humide. Il se pourrait donc qu'ils fussent aptes à mener la vie libre et active dans l'eau où vivent les tritons et qu'ils pénétrassent dans leur tube digestif sous cette forme active.

7. **Monodinium** n. g. **Balbiani** n. sp.

Fig. 43-50.

J'ai rencontré cette espèce dans la mare du Muséum le 24 avril de cette année (1886); elle s'est développée en très grande abondance dans une culture gardée dans mon laboratoire depuis plusieurs jours et a ensuite disparu soudainement. J'ai eu pourtant la bonne fortune de pouvoir l'étudier deux jours de suite et de la soumettre vivante à l'examen de M. Balbiani, qui a bien voulu me permettre de lui dédier cette nouvelle espèce d'un genre si voisin du *Didinium* dont

sa belle et intéressante monographie m'a du reste servi de guide dans cette étude.

Le *Monodinium Balbianii* ne diffère du *Didinium nasutum* que par le fait qu'il possède seulement une couronne de cils antérieure à l'état adulte et deux à l'état de division, tandis que ce dernier en a deux dans le premier état et quatre dans le second. Sa taille beaucoup plus petite l'en distingue également ; mais, lorsqu'on examine un *Monodinium* en division, l'on croirait voir un petit *Didinium* légèrement étranglé au niveau de sa seconde couronne ciliaire (fig. 45).

A l'état adulte le *Monodinium* a la forme d'une capsule à fond rond assez profonde, couverte supérieurement d'une calotte aplatie dont le centre se relèverait de façon à constituer une cheminée centrale (fig. 43).

Le corps est un peu élastique et complètement dépourvu de contractilité. Incolore.

Il mesure de 0^{mm},050 à 0^{mm},060 en longueur, un peu moins en largeur ; en état de division il peut atteindre de 0^{mm},090 à 0^{mm},110 de longueur. La taille est comme on le voit bien inférieure à celle du *Didinium*, qui mesure normalement 0^{mm},16-0^{mm},18 de large d'après M. Balbiani.

La bouche, située au milieu de la partie supérieure du corps et au sommet du cône central ou bec, est absolument invisible comme l'est celle du *Didinium*. Immédiatement lui fait suite un faisceau de filaments qui s'enfonce dans le protoplasma central et descend jusqu'à l'extrémité inférieure du corps. Je n'ai jamais observé la capture de proie par le *Monodinium*, mais il est tout à fait probable qu'il se sert de ses filaments exactement comme le fait le *Didinium*, c'est-à-dire en les lançant contre l'infusoire qu'il veut capturer ; j'ai dans mes préparations plusieurs individus auxquels adhère à l'extrémité buccale un petit Hétérien qui était sur le point d'être avalé au moment de la fixation, mais je n'ai pas été assez heureux pour assister à la déglutition et reconnaître sur le vivant un canal digestif longitudinal comme M. Balbiani l'a constaté chez le *Didinium*. Sur un individu tué par l'iode j'ai nettement vu une traînée

claire parcourant tout l'axe du corps et coïncidant avec le faisceau central de filaments (fig. 49). L'anus est placé à la partie postérieure du corps et invisible sur le vivant en dehors des moments où se fait la défécation que j'ai pu observer.

Le *Monodinium* m'a paru complètement dénué d'ectoplasme différencié en vacuoles régulières; l'endoplasme est simplement recouvert d'une lame ectoplasmique et d'une cuticule excessivement fine, très difficile à mettre en évidence et que l'on n'aperçoit seulement que sur certains points du corps.

La ciliation se compose, comme nous l'avons dit, d'une couronne de cils insérés au point de jonction de la partie sphérique et de la partie plane antérieure et faisant le tour du corps. L'individu s'en sert pour aller dans toutes les directions comme le *Didinium*, c'est-à-dire en les dirigeant en avant pour reculer et en arrière pour avancer.

Le protoplasma transparent et incolore renferme des granulations réfringentes de volume variable et assez nombreuses. Ces granulations présentent le mouvement de cyclose particulier au *Didinium*, c'est-à-dire qu'elles remontent le long des parois du corps en une nappe circulaire continue et viennent gagner la partie antérieure pour se replier vers le centre et descendre le long d'un axe idéal qui serait ici le faisceau de filaments.

La vésicule contractile est située à l'extrémité postérieure un peu en dehors de l'axe du corps. C'est le seul organe de l'infusoire qui soit placé d'une façon asymétrique par rapport à l'axe passant par les deux extrémités, la bouche et l'anus. Je n'ai pas de renseignements sur le nombre de ses pulsations et puis seulement dire qu'elles sont rapides.

Le noyau a la forme d'un corps cylindrique allongé, d'un volume assez considérable relativement à celui du corps, à peu près quatre fois plus long que large à l'état de repos. Peu visible sur le vivant, il se montre après fixation à l'acide osmique et coloration par le vert de méthyle acétique composé d'une fine membrane d'enveloppe (fig. 47) et d'un contenu homogène contenant des granulations fines et d'égale volume.

Je n'ai pas vu de nucléole.

Lorsque le *Monodinium* s'apprête à se diviser, son corps s'allonge au point de doubler de longueur et présente alors un étranglement annulaire au niveau de sa partie moyenne (fig. 45 et 47). Ensuite apparaissent simultanément la vésicule contractile médiane qui sera celle de l'individu antérieur et la couronne ciliaire médiane destinée à devenir la couronne de l'individu postérieur. A ce moment seulement le noyau qui avait jusqu'alors occupé une position plus ou moins transversale à la partie antérieure commence à descendre obliquement et à s'allonger. La formation de l'étranglement et de la couronne ciliaire est la première phase de division ; c'en est aussi la plus longue et l'on trouve beaucoup d'individus dans cet état, presque autant que d'individus adultes, tandis que la phase suivante, celle de la séparation des deux individus, a lieu très rapidement. Le bec antérieur s'aplatit au point de disparaître presque entièrement ; les deux parties du corps ont la forme de deux boules accolées ; c'est dans cette seconde phase que le noyau s'allongeant rapidement se place entre les deux individus (fig. 46 et 48) et ne se divise qu'en dernier lieu au moment même de la séparation qui a lieu très vite et sans efforts.

Conservés sur une lame en chambre humide, les *Monodinium* disparaissent presque tous dès le lendemain ; quelques-uns cependant forment un kyste arrondi de 0^{mm},040-0^{mm},045 de diamètre, recouvert d'une membrane parfaitement lisse, incolore, à doubles contours très nets (fig. 50). Le protoplasma qui le compose est rendu opaque par l'accumulation de granulations réfringentes très nombreuses et contient un noyau de forme et de constitution normales.

Telles sont les quelques observations que j'ai pu faire sur cette forme intéressante. La rapidité avec laquelle elle a disparu de ma culture ne m'a point permis de les pousser aussi loin que je l'aurais désiré. Certains points de son histoire restent en effet obscurs et non les moins importants. Il eût été intéressant de constater la préhension des aliments et de la

comparer à celle du *Didinium*, de voir également si le tube digestif signalé et décrit avec tant de soin par M. Balbiani existe aussi dans cette espèce. Il est à espérer qu'on retrouvera cet infusoire et qu'on finira par combler ces lacunes, mais son étude demande beaucoup de patience à cause de la rapidité de ses mouvements et de ses bonds capricieux. L'observateur doit parfois chercher longtemps avant de rencontrer dans la préparation un individu immobile.

Quels sont les liens de parenté du *Monodinium Balbianii* et quels sont les caractères qui justifient la création de ce nouveau genre ? Il est évident que l'infusoire qui se rapproche le plus du *Monodinium* c'est le *Didinium nasutum*. Il en diffère cependant d'une façon absolue par sa couronne de cils unique, et comme le caractère du genre *Didinium* est justement d'avoir deux couronnes de cils ainsi que l'indique son nom, j'ai dû créer un genre voisin dont le sens en indiquât le caractère : *Monodinium* (μονός, seul ; δῖνος, tourbillon). Ce caractère n'est pourtant pas particulier à l'infusoire que je viens de décrire. Le genre *Mesodinium* de Stein a également une couronne de cils, mais les deux espèces jusqu'ici connues diffèrent complètement du *Monodinium* par la nature même de leurs cils. Le *Mesodinium acarus* Stein et le *Mesodinium pulex* C. et L., dont l'étude a été reprise avec beaucoup de soin dans ces derniers temps par Geza Entz (1), présentent une forme tout autre et une ciliation absolument différente. Là en effet les cils sont longs, forts et épais, peu nombreux et ressemblent plutôt à des cirrhes. Le *Monodinium* me paraît donc devoir prendre place entre le genre *Mesodinium* et le genre *Didinium*, dont il réunit un certain nombre de caractères communs.

(1) *Beiträge zur Kenntnis der Infusorien* (Zeit Zeitschr. f. Wiss. Zool., XXXVIII Bd, 1883, S. 175, Taf. VIII, fig. 8-11) ; et *Ueber Infusorien des Golfes von Neapel* (Mitth. aus der Zool. St. zu Neapel, V Bd, 1884, S. 303, Taf. XX, fig. 8-15).

DEUXIÈME PARTIE

GÉNÉRALITÉS

1. **Constitution anatomique.**

Avant d'exposer le résultat de mes recherches sur cette partie si intéressante de l'histoire des Ciliés, il convient de jeter rapidement un coup d'œil en arrière pour voir comment les auteurs qui nous ont précédé ont compris et interprété la constitution du plasma des Infusoires. Mais tant de théories ont été proposées, tant de vues purement spéculatives ont été émises que je serai forcément très bref dans cet aperçu historique, et que je m'attacherai surtout aux opinions encore discutées, passant rapidement sur celles qui n'auront qu'un intérêt purement rétrospectif.

Depuis l'année 1675, époque où Leeuwenhoeck découvrit le premier les Infusoires, jusqu'à Cuvier, c'est-à-dire en 1830, on s'occupa peu de la constitution intime des Infusoires, et l'on se borna à admettre qu'ils se composaient d'une gelée vivante. Cette période, que nous pourrions appeler l'enfance de l'histoire des Protozoaires, est naturellement peu féconde au point de vue anatomique, à cause de l'imperfection des instruments dont se servaient les premiers observateurs qui, débordés d'ailleurs par la grande quantité de formes nouvelles qu'ils découvraient, se sont contentés de les observer et de les décrire. Leeuwenhoeck, Baker, Joblot, Trembley, Gleichen, et enfin le célèbre Otto Friederich Müller ont écrit, pendant cette période, de nombreux mémoires souvent consultés encore de nos jours.

La seconde période de cette histoire commence avec Ehrenberg et Dujardin. Le premier (1) voyait dans les Infusoires

(1) Ehrenberg, *Die Infusionsthierchen als Vollkommene Organismen : ein Blick in das Organische Leben der Natur*. Leipzig, 1838.

des organismes excessivement compliqués, pourvus de tous les organes principaux des animaux supérieurs; pour lui, le noyau était un testicule, les vésicules contractiles des vésicules séminales; enfin le corps renfermait un système digestif complet. Les idées d'Ehrenberg ont été trop souvent bien exposées ailleurs et trop bien réfutées pour que nous nous y étendions plus longuement. Je me bornerai à dire que ses travaux considérables ont beaucoup contribué à faire avancer la science des Infusoires, au point de vue des formes nouvelles surtout, dont il a décrit un grand nombre, mais qu'il nous fournit en même temps un exemple de ce que peut faire un observateur laborieux pourvu d'une imagination trop vive.

Dujardin, plus consciencieux qu'Ehrenberg, se borna à observer et à décrire ce qu'il voyait (1); mais on peut lui faire le reproche de n'avoir pas vu certains détails qui n'auraient pas dû lui échapper. C'est ainsi que le noyau est pour lui sans importance, que l'anus n'a qu'une existence temporaire. En un mot il réagit trop vivement contre les idées d'Ehrenberg. Mais, si ce dernier a beaucoup contribué à la connaissance taxinomique des Infusoires, l'on doit reconnaître à Dujardin un mérite autrement grand, celui d'avoir, par sa théorie du sarcode, ouvert les voies à l'école unicellulaire. C'est à ce titre que je dois m'étendre un peu plus longuement sur ses travaux, auxquels j'aurai souvent l'occasion de renvoyer dans le cours de ce chapitre.

Pour Dujardin, le corps des Infusoires est uniquement composé d'une substance « parfaitement homogène, élastique et contractile, diaphane et réfractant la lumière un peu plus que l'eau, mais beaucoup moins que l'huile »; cette substance est le sarcode. Tous les corps contenus dans le plasma des Infusoires, y compris même le noyau, sont pour lui des substances accessoires et surajoutées. Il a parfaitement observé l'exsudation de cette substance à travers la cuticule de cer-

(1) Dujardin, *Histoire naturelle des Zoophytes. — Infusoires. — Suites à Buffon*. Paris, 1841.

taines espèces, et a même étendu ses observations aux Vers, chez lesquels il a reconnu la propriété, grâce à leur épaisse cuticule, de laisser passer le sarcode presque pur. Or nous verrons plus loin que le sarcode de Dujardin n'est pas le protoplasma, mais seulement un de ses éléments constitutifs. Le protoplasma possède des propriétés différentes de celles du sarcode isolé, telles que la contractilité par exemple. Et, chose curieuse, Dujardin, admettant que le corps entier des Infusoires, organismes très contractiles, se composait seulement de cette substance, lui a conféré une propriété qu'elle ne possède pas à l'état d'isolement, car on ne peut attribuer à la contractilité la propriété qu'ont les globules sarcodiques de se pédiculiser en sortant du corps d'un organisme. Ce phénomène est dû simplement à la même cause qui fait qu'une gouttelette d'huile prend dans l'eau la forme globuleuse; car, comme l'huile, le sarcode n'est pas miscible à l'eau.

Après cette restriction, nous reconnaitrons du reste que Dujardin a admirablement étudié le sarcode, qu'il a laissé peu d'observations à faire après lui en ce qui concerne ses propriétés physiques, et qu'enfin il a très bien expliqué la formation des bols alimentaires dans la masse même du corps de l'Infusoire.

L'école d'Ehrenberg disparaissait peu à peu sous les coups des observateurs qui, cherchant à vérifier ses assertions, trouvaient au contraire des arguments contre sa théorie, tandis que celle de Dujardin se transformait par les travaux de Meyen (1) et de Siebold, et devenait l'école cellulaire moderne, qui assimilait les Infusoires à des cellules isolées. Mais cette manière de voir ne fut pas acceptée par tous les naturalistes, et deux auteurs considérables, Claparède et Lachmann, célèbres par leurs beaux travaux sur les Infusoires et les Rhizopodes (2), l'attaquèrent avec la plus grande force.

(1) *Einige Bemerkungen über den Verdauungs apparat der Infusorien* (Müller's Archiv, 1839, p. 74).

(2) *Études sur les Infusoires et les Rhizopodes* (Mémoires de l'Institut national genevois, 1857-59).

Leydig et Greef se joignirent à eux et admirèrent que ces êtres étaient un assemblage de cellules formant une sorte de cavité dans laquelle circulerait une matière étrangère à l'être, le chyme.

On pourrait appeler période moderne cette troisième phase de l'histoire des Infusoires dans laquelle deux écoles, celle de l'unicellularité et de la multicellularité des Infusoires, ont pris la place des écoles de Dujardin et d'Ehrenberg. Déjà pourtant les vues de Claparède et Lachmann sont abandonnées, et l'école unicellulaire demeure seule debout, bien que déjà aussi elle tende à se modifier et à ne plus considérer l'Infusoire comme l'homologue absolu d'une cellule simple ; mais, pour le moment, nous ne nous occupons que de la structure intime du protoplasma.

A dater du jour où l'on admit la cellularité des Infusoires, l'histoire anatomique de ceux-ci suivit une marche parallèle à l'histoire de la cellule dans les deux règnes, et comme nous serons obligés par la suite de revenir constamment aux travaux des cytologistes, force nous est ici d'exposer leurs théories et surtout leur terminologie, afin de pouvoir, sans créer de nouveaux termes, adapter aux parties constitutives des êtres cellulaires qui nous occupent, ceux que nous reconnaitrions comme les homologues des cellules tant animales que végétales étudiées avant nous.

Fromann (1) fut le premier à observer et à généraliser la réticulation du protoplasma cellulaire ; mais, interprétant d'une façon malheureuse cette structure, il considéra les filaments comme émanant du noyau, traversant le corps cellulaire et sortant en partie au dehors.

Heitzmann, en 1873 (2), reconnut la substance réticulée *Gerütswerk* du protoplasma dans les Amibes, les globules blancs de l'Écrevisse, du Triton, de l'homme, et dans les

(1) *Unters. über die normale und path. anat. des Rückenmarks*. Iéna, 1867.

(2) *Untersuch. über das Protoplasma* (Sitz. der. K. Acad. de Wiss., Wien, Bd LXVII).

globules du colostrum. C'est à lui que revient l'honneur d'avoir compris l'importance de cette structure. Malheureusement il ne put se défendre de certaines idées erronées.

Kupffer, en 1875 (1), donne le nom de paraplasma à la matière homogène qui remplit les mailles du réticulum et réserve à celui-ci le nom de protoplasma.

A dater de cette époque, les travaux se multiplient, et il nous est absolument impossible de les citer tous. Les auteurs sont d'accord d'ailleurs pour reconnaître la même structure réticulée des cellules. Heidenhain, Schwalbe, Flemming, Klein, décrivent cette structure dans un grand nombre de cellules animales.

En 1880, Hanstein (2) décrit cette même structure dans les cellules végétales. Il donne au réticulum le nom de hyaloplasma, au liquide qui le remplit le nom d'enchylema, et enfin aux granulations répandues dans la cellule le nom de microsomata.

Enfin, en 1882, dans son grand ouvrage sur la cellule et la division cellulaire, Flemming donne un grand nombre de figures représentant très nettement la réticulation du protoplasma.

Je n'étendrai pas davantage cet aperçu historique sur la cellule en général; nous voyons que la substance réticulée a reçu différents noms, tels que *Gerütswerk* (Heitzmann), protoplasma (Kupffer), hyaloplasma (Hanstein). Le terme de protoplasma de Kupffer me paraît avoir été appliqué d'une manière trop générale pour recevoir maintenant un sens aussi restreint. Je me vois donc contraint, bien que le terme de hyaloplasma ait été employé par Pfeffer pour désigner les couches superficielles du protoplasma végétal, de désigner sous ce nom la substance qui constitue le réticulum des Infusoires, et j'appellerai avec Kupffer paraplasma la substance qui en rem-

(1) *Die Stammverwandschaft zwischen Ascidien u. Wirbelthieren* (Arch. f. Mikr. Anat., Bd VI, S. 115).

(2) *Das Protoplasma als Träger der pflanzlichen u. thierischen Lebensverrichtungen*. Heidelberg.

plit les mailles. Enfin, pour nous le mot protoplasma représentera l'ensemble des deux éléments, la substance même de l'individu, et c'est, je crois, le sens primitif du mot, celui qu'il convient de lui laisser pour éviter toute confusion.

Étudions maintenant parallèlement l'histoire de la structure des Ciliés. Nous avons vu que Heitzmann a reconnu cette structure chez les Amibes. Strasburger la reconnaît également dans l'ectoplasme des Infusoires. Cette disposition réticulée de l'ectoplasme des Ciliés a du reste été observée et décrite depuis longtemps par divers auteurs. Les uns ne s'y sont pas arrêtés, signalant seulement cette structure incidemment, les autres l'ont figurée, mais sans en reconnaître la véritable signification. Dès 1881, M. Balbiani reconnaît et enseigne dans son cours (1) que le plasma des Oxytriches est réticulé. En 1883, Maupas figure et décrit un certain nombre de structures réticulées, mais sans généraliser ses observations et sans y attacher d'importance. Pour lui, le protoplasma des Infusoires est encore le sarcode homogène de Dujardin sans structure histologique, et il n'est pas étonnant qu'il ait, sous l'empire de cette théorie, négligé un détail absolument en contradiction avec elle.

Le premier auteur qui figure la disposition réticulée de l'ectoplasme des Ciliés, en lui donnant sa véritable signification, est Bütschli, qui, en 1886 (2), a donné une bonne figure de l'ectoplasme de l'*Opalina ranarum* vu de face et non en coupe optique. Mais, comme nous le verrons plus loin, on ne peut se faire une idée nette de la structure des Infusoires ciliés par le seul examen de leur ectoplasma, car la consistance et l'aspect particulier de cette couche ne sont dus justement qu'à la modification de sa structure intime. Quo qu'il en soit, les observations de Bütschli sur les Rhizopodes démontrent la même structure.

(1) Balbiani, *Leçons sur les Protozoaires* (*Journal de microgr.*, t. V, 1881, p. 205).

(2) *Kleine Beiträge zur Kenntnis einiger mariner Rhizopoden Morph. Jahrb.*, Bd XI.

Schuberg (1) étudie la structure intime du protoplasma et lui reconnaît une structure finement réticulée. Il distingue soigneusement cette structure fine de la structure grossière que présentent un grand nombre de Ciliés, la *Bursaria* notamment, et qu'il faut bien se garder de confondre avec la réticulation fine. Nous verrons plus loin en quoi diffèrent ces deux modes de structure.

Moi-même enfin, dans une note communiquée à l'Académie des sciences en mars 1887, j'ai démontré que la structure réticulée pouvait être observée chez tous les Ciliés, et j'ai montré le rapport qui existait entre cette réticulation et la localisation des organes contenus dans le corps de l'Infusoire. Dans cette note, j'ai employé certains termes sur lesquels je demande la permission de revenir pour éviter toute confusion ultérieure. J'ai appelé suc protoplasmique, suc cellulaire le liquide hyalin qui circule dans le réticulum, le paraplasma. Cette dénomination est mauvaise, car elle fait naître l'idée d'une homologie entre ce liquide et le suc cellulaire des végétaux; or l'on verra plus loin que le suc cellulaire contenu dans les vacuoles, parfois très grandes de certaines cellules végétales, est comparable, non pas au liquide homogène que j'ai étudié, mais au liquide aqueux qui se trouve dans les grandes mailles intertrabéculaires de certains Ciliés (*Loxodes*, *Trachelius*).

J'en arrive enfin au dernier travail paru à ma connaissance sur le sujet, à la note de M. Künstler (2). Cette note étant une revendication de priorité contre Bütschli, et par conséquent contre moi, exige un examen détaillé des travaux de l'auteur. Ne m'occupant ici que de la constitution des Infusoires ciliés, je n'ai point fait entrer dans mon historique le travail de Künstler sur les Flagellés (3); mais, comme dans la note que je viens de citer, l'auteur se base précisément sur ce

(1) *Über den Bau der Bursaria Truncatella* *Morph. Jahrb.*, Bd XII, 1886.

(2) *Sur la structure réticulée des Protozoaires* (*Comptes rendus*, avril 1887).

(3) *Contribution à l'étude des Flagellés* (*Soc. zool. de France*, 1882).

travail pour réclamer la priorité de la découverte du réticulum chez les Protozoaires, examinons de quelle façon il a compris la structure des Flagellés. Après cela, il me sera facile de montrer en quoi diffèrent nos observations. Si l'on se reporte aux *Contributions à l'étude des Flagellés*, 1882, page 86 et suivantes, où sont longuement développées les vues de Künstler, on lit : « Tous les tissus des êtres précédemment étudiés présentent une structure intime analogue; on y remarque la présence d'une multitude de vacuoles séparées les unes des autres par des parties denses et très minces. » — Page 89 : « En résumé, l'on trouve partout dans la substance du corps des Flagellés des parties denses et minces entourant de petits espaces occupés par de la matière fluide; en cas de rupture, celles-ci se dédoublent de telle manière qu'il en résulte la production de corpuscules globuleux plus ou moins régulièrement polyédriques ou sphériques constitués par une matière centrale, riche en eau et enveloppée d'une mince pellicule plus résistante. »

Partout, dans tous les points de son travail, M. Künstler revient sur cette question des vacuoles, et il édifie en un mot une véritable théorie des sphérules protoplasmiques. Pour lui (voy. p. 90) « le protoplasma qui constitue ces organismes peut être considéré comme formé par la réunion de sphérules protéiques d'une petitesse extrême intimement accolées entre elles, dont la substance périphérique est dense, tandis que la matière centrale est fluide et souvent granuleuse, et dont l'individualité se trouve plus ou moins nettement conservée ou confuse ». Une dernière citation enfin, pour bien mettre en lumière la pensée de l'auteur : « Le revêtement périphérique du corps (de l'Amibe) est formé par une couche membraneuse de substance plus résistante qui se trouve constituée certainement, si la théorie que je cherche à faire prévaloir répond à la réalité des faits, par la réunion de sphérules protoplasmiques intimement unies, à parois assez compactes et disposées probablement en plusieurs couches. La substance centrale des Amibes, à peu près complètement fluide, serait

au contraire formée aussi de sphérules très transparentes, et par conséquent invisibles, mais très molles, non soudées entre elles et n'ayant que des rapports de contact, de façon à pouvoir se déplacer très facilement les unes par rapport aux autres; peut-être aussi y a-t-il lieu de faire intervenir encore une sorte de plasma, de sérosité, occupant les interstices que ces corpuscules laissent entre eux. » (p. 98).

Je ne veux pas étendre davantage ces citations déjà trop longues, mais j'ai tenu à montrer par la bouche même de l'auteur quelle était sa pensée. Pour Künstler le protoplasma des Infusoires se compose de sphérules qui constituent toute sa masse et ne communiquent pas entre elles, et c'est sur cette théorie qu'il se base pour dire qu'il a vu la structure réticulée. On peut admettre, évidemment, qu'il a aperçu des vacuoles rondes ou polyédriques dans le protoplasma des Flagellés, mais la façon même dont il édifie sa théorie prouve qu'il a accordé à ces vacuoles une importance primordiale, qu'il les a considérées comme des individualités, comme des composantes du protoplasma, que la substance plus ou moins problématique qui les unit dans les cas où elles sont mobiles comme chez l'Amibe, la *sérosité* n'est qu'accessoire. Du reste, je le répète, Künstler n'a publié d'observations détaillées que sur les Flagellés et sur un Rhizopode et il serait téméraire de se baser sur l'organisation de ces êtres pour conclure que tous les Protozoaires ont la même constitution protoplasmique. Il y a une grande différence entre une substance réticulée et une substance alvéolaire ou vacuolaire. Et si j'insiste sur ce point, c'est que la première permet, quand on le constate comme je l'ai fait sur les Ciliés, l'explication de phénomènes qui demeurent absolument inexplicables dans le second cas. Un corps réticulé, une éponge, par exemple, est formé de fibres anastomosées entre elles et circonscrivant des cavités, mais ces cavités communiquent toutes entre elles. Dans un corps alvéolaire, au contraire, c'est la cavité qui prédomine et reste indépendante, il y a simplement une masse unissante commune.

Il importe, avant tout, de distinguer ce que l'on doit entendre par vacuole, par aréole et par alvéole. La vacuole est une cavité fermée contenue dans une substance qui l'entoure complètement, l'aréole est une cavité circonscrite par des parois inégales et communiquant avec d'autres cavités, et, enfin, l'alvéole, comme son nom l'indique, est une cavité polyédrique plus ou moins allongée, fermée ou non, mais communiquant alors avec le dehors seulement par ses deux extrémités opposées, de telle sorte qu'en coupe optique transversale, elle donne toujours l'apparence d'une loge d'un gâteau d'abeille.

Or jusqu'ici on a employé tous ces termes indifféremment. Künstler a vu des alvéoles chez les Flagellés. Bütschli, puis Schuberg, ont observé que l'ectoplasme du *Bursaria truncatella*, était alvéolaire; Bütschli a vu que le plasma des Opalines et la substance interne des Rhizopodes était aréolaire. J'ai constaté enfin moi-même que l'endoplasme des Infusoires ciliés était toujours aréolaire, mais que l'ectoplasme pouvait être, soit alvéolaire, soit vacuolaire.

Nous avons vu dans la partie historique que nous venons de terminer, que la plupart des cellules animales ou végétales étaient formées d'un réticulum protoplasmique dense dans les mailles duquel circulait une matière fluide, transparente et homogène que nous avons nommée avec Kupfer le paraplasma.

Comme toutes les cellules, les Infusoires ciliés présentent cette constitution réticulée plus ou moins marquée, tantôt nettement visible sur le vivant, tantôt, au contraire, exigeant pour être bien mise en évidence l'action des réactifs. Mais de même que dans un grand nombre de cellules appartenant aux tissus animaux et végétaux, il peut intervenir dans l'intérieur de l'Infusoire, un troisième élément dans l'association des deux substances fondamentales du protoplasma, l'eau qui, chassée de la masse organisée, s'accumule dans des cavités plus ou moins irrégulières et y constitue des vacuoles d'une réfringence inférieure à celle du protoplasma, vacuoles qui apparaissent en rose pâle dans les cellules justement à cause de cette différence de réfraction, vacuoles qui, dans certaines

cellules végétales, en remplissent la majeure partie du contenu comme dans les *Chara*, par exemple, et qui, enfin, avaient été signalées par les premiers micrographes, ainsi que les trabécules protoplasmiques qui les circonscrivent et qui sont absolument indépendantes de la constitution intime du protoplasma.

Un certain nombre de Ciliés présentent ces vacuoles à un haut degré de développement. Ainsi le *Trachelius ovum*, un des Infusoires les plus intéressants et les plus beaux que nous connaissions, ne doit sa taille relativement considérable qu'à la multiplicité et à la dimension de ces vacuoles aqueuses qui lui donnent un aspect tout à fait particulier. Ces vacuoles sont séparées les unes des autres par des trabécules, des lames irrégulières de protoplasma qui avaient été prises par Ehrenberg pour des diverticulums du tube digestif. Il suffit de comparer le volume du *Trachelius ovum* en activité et celui de son kyste, duquel le protoplasma en se contractant a chassé toute l'eau surabondante, pour se convaincre de l'importance de l'élément aqueux dans cet infusoire.

Un autre Cilié, un hypotriche, le *Loxodes rostrum*, présente également parfois la même disposition vacuolaire à laquelle il doit l'aspect troué et découpé sous lequel on l'a représenté quelquefois (1). Le rôle de ces vacuoles, lorsqu'elles existent à l'état normal, est évidemment celui de réservoirs ou de trophiques ; l'eau qui y séjourne n'a probablement pas circulé dans le protoplasma pour lui donner les éléments dont il a besoin, car nous verrons que, du moment où le liquide imbibant a perdu ses propriétés utiles, le protoplasma, grâce à sa contractilité, s'en débarrasse rapidement et le rejette hors de l'organisme.

Nous devons ranger encore parmi les vacuoles normales, les vésicules contractiles qui ne sont que des réservoirs chargés de centraliser et de rejeter les liquides devenus impropres au

(1) Wrzesniowski, *Beobachtungen über Infusorien aus der Umgebung von Warchau* (Zeitschr. f. W. Zool., Bd XX, 1870).

fonctionnement vital et les vacuoles alimentaires, cavités temporaires creusées dans le protoplasma, remplies de matières nutritives et d'eau, dont le contenu est absorbé par le protoplasma pour être en partie assimilé, en partie rejeté au dehors à l'état solide et en partie aussi à l'état liquide par les vésicules contractiles.

Ainsi donc toutes ces inclusions aqueuses du protoplasma, qu'elles soient destinées à être absorbées comme les vacuoles alimentaires aqueuses ou qu'elles soient destinées à être immédiatement rejetées au dehors comme le liquide du système contractile, toutes ces inclusions, dis-je, présentent le même caractère, à savoir un indice de réfraction beaucoup moins élevé que celui du protoplasma qui les entoure, et si l'on veut rendre exactement par les couleurs la figure et l'aspect d'un Infusoire, on doit les teinter de rose pâle, couleur qui n'est due qu'à un contraste et à une différence de réfringence, ainsi qu'on peut s'en assurer en examinant une petite inclusion aqueuse dans une goutte d'huile, et en constatant qu'elle présente exactement la même coloration.

J'en arrive maintenant aux éléments proprement dits du protoplasma, au hyaloplasma et au paraplasma. Je les étudierai d'abord séparément, puis j'examinerai les rapports qui les unissent, et enfin, en dernier lieu, je dirai quelles sont les modifications morphologiques et physiologiques qu'ils subissent.

Le hyaloplasma est l'élément figuré du protoplasma, c'est lui qui constitue le réticulum et qui donne au corps de l'Infusoire la consistance qui lui est propre, consistance molle si le réticulum est lâche et à grandes mailles (*Stentor*, *Cyrtostomum*, *Loxodes*), consistance ferme si le réticulum est serré et ne présente que des trabécules courts et épais (*Oxytrichides*, *Balantidium*, etc.). C'est également le hyaloplasma qui, par ces différenciations morphologiques et physiologiques, donne naissance aux diverses couches qui constituent le corps de l'Infusoire.

Il se présente chez l'individu vivant, sous l'apparence

d'une substance dense, transparente, le plus souvent incolore, chargée de granulations grises, et de corps réfringents en quantité variable. C'est par excellence l'élément vivant du protoplasma. C'est lui qui possède la contractilité caractéristique des êtres vivants, et cette contractilité se manifeste d'autant plus qu'il est plus dense et plus serré. Mais, si cette contractilité apparaît surtout dans les parties denses du corps de l'Infusoire, si elle semble surtout localisée dans celles où l'ectoplasme offre une disposition longitudinale particulière, on ne peut méconnaître qu'elle existe dans toutes les parties de l'être, et que c'est là une propriété fondamentale du réticulum. C'est ce que Dujardin avait parfaitement reconnu, puisqu'il assignait à son sarcode la faculté de se contracter ; mais son erreur avait consisté à prendre, pour le sarcode pur, justement celui des deux éléments qui ne jouit pas de la contractilité. C'est ce que j'exposerai plus en détail en parlant du paraplasma.

On peut distinguer deux sortes de contractilité dans le hyaloplasma, la contractilité lente et la contractilité brusque. La contractilité lente est continue et se manifeste perpétuellement ; c'est elle qui occasionne les mouvements lents de l'endoplasme, les oscillations et la cyclose du protoplasma ; elle paraît siéger surtout dans les parties du corps où le réticulum est lâche et formé par des trabécules longs et minces. La contractilité brusque, au contraire, a son siège habituel dans les parties denses du réticulum et, par conséquent, dans l'ectoplasme où le hyaloplasma prédomine sur le paraplasma.

Il peut arriver, cependant, que sous l'influence de certaines excitations le réticulum lâche de l'endoplasme éprouve des contractions brusques, comme tétaniques, souvent aussi violentes que celles qui se manifestent dans l'ectoplasma le mieux différencié. Ainsi, lorsqu'on examine un *Paramœcium aurelia* très faiblement comprimé et seulement un peu gêné dans ses mouvements, et qu'on met au point la partie la plus centrale du corps, on voit souvent les trabécules qui la garnissent éprouver quatre ou cinq petites contractions rapides et successives, très

nettement visibles, grâce aux granulations qui remplissent le hyaloplasma. Le même phénomène se produit sous l'influence des excitants faibles comme l'acide acétique ou l'alcool extrêmement dilués, mais les contractions sont plus violentes et ont moins de durée, car l'endosmose ne tarde pas à se produire, annihilant ainsi les propriétés vitales du hyaloplasma.

Cette contractilité brusque et tétanique de filaments protoplasmiques, doués habituellement de mouvements lents, prouve que la distinction que faisait Robin (1) entre les mouvements des Protozoaires est en partie théorique. « Dans un même animal, unicellulaire, on trouve, dit-il, inséparables d'autant de dispositions structurales distinctes, nettement saisissables, les modes suivants de la contractilité. » Or, ici, nous voyons le même élément présenter à la fois deux mouvements bien distincts, et nous sommes amenés à conclure que le hyaloplasma possède purement et simplement la contractilité, mais que cette contractilité peut coïncider quant à ses caractères de rapidité avec une disposition spéciale du réticulum.

Le hyaloplasma possède encore une autre propriété importante, c'est de pouvoir se souder à lui-même et dans toutes ses parties. Une des démonstrations les plus intéressantes de cette propriété nous est fournie par un accident de préparation qui se produit assez fréquemment quand on étudie une espèce d'Oxytriche de grande taille, le *Gastrostyla Steinii*. C'est un infusoire aplati, allongé et doué d'une grande flexibilité; il avale souvent des kystes ou des spores volumineux et d'une consistance assez grande pour résister à une certaine pression. Or, lorsqu'on comprime entre la lame et la lamelle un de ces *Gastrostyla* contenant ainsi une spore, celle-ci, grâce à son volume, se trouve comprimée bien avant le *Gastrostyla* dont la forme est très aplatie et lui permet de glisser aisément entre les deux surfaces de verre. Il se trouve donc cloué pour ainsi

(1) *Recherches sur la reproduction des Noctiluques (Journal de l'Anat.* 1878, p. 618-620).

dire sur place par sa proie sphérique dont les deux faces inférieure et supérieure sont tangentes à la lame et à la lamelle, mais dans ses efforts pour s'échapper le *Gastrostyla* se fend littéralement en deux et ne s'arrête qu'au moment où la spore atteint la limite extrême du corps et est retenue alors par l'ectoplasme plus résistant, puis il revient sur lui-même en se refendant en sens opposé. Or, à mesure qu'il avance dans une direction ou dans une autre, l'on voit les bords de la plaie se souder instantanément et cela aussi longtemps que l'Infusoire continue son manège et que la spore résiste à la pression. Je cite cet exemple pour montrer que l'ectoplasme peut se souder à lui-même, car, pour ce qui est de l'endoplasme, le fait a été observé de tout temps. Le bol alimentaire qui tombe dans le réticulum en brise toutes les mailles qui, se ressoudant entre elles, viennent l'entourer d'une enveloppe continue; certaines vésicules contractiles à vacuoles secondaires multiples, celle du *Prorodon niveus*, par exemple (fig. 12-15), montrent également très bien le phénomène.

Le hyaloplasma enfin a la propriété d'être perméable, mais non miscible à l'eau. Il jouit probablement des mêmes propriétés vis-à-vis du paraplasma qui l'imbibe et lui porte les éléments dont il est lui-même imbibé.

C'est dans le hyaloplasma enfin que se passent les phénomènes intimes de la nutrition; c'est dans sa masse que prennent naissance les granulations de désassimilation, les corpuscules biréfringents, c'est également dans sa substance même que se produisent les amas parfois considérables de corps de réserve, de grains amyloïdes que nous étudierons en parlant de la digestion.

Vis-à-vis des réactifs le hyaloplasma se comporte comme un albuminoïde. Il est coagulable par la chaleur et par les acides. Les alcalis, la potasse, l'ammoniaque le décomposent et le dissolvent rapidement, mais à la condition que leur action se produise sur le vivant et avant toute coagulation antérieure. Ainsi, quand on traite par la potasse un Infusoire fixé par un acide, par l'alcool, par la chaleur ou même

simplement mort sans intervention de ces agents, l'on voit survenir un gonflement considérable du corps dû à la dilatation du réticulum sous l'action du réactif ; mais il est facile de s'assurer qu'il y a là simplement une hydratation extrême et non une dissolution. Si l'on a opéré sur un Infusoire dont le réticulum soit visible pendant la vie, qu'on l'ait fixé par l'acide osmique et traité par la potasse, il est facile de s'assurer qu'aucun des rapports n'est changé et que la réticulation est demeurée intacte. Il suffit pour cela de faire passer sous la lamelle une goutte d'acide acétique faible qui en neutralisant la potasse ramène le corps de l'Infusoire à son volume normal. Or les granulations et les corps étrangers contenus dans le réticulum et qui s'étaient écartés par la dilatation de sa masse reviennent prendre la place qu'ils occupaient avant le traitement par la potasse. C'est sur cette propriété que je me suis basé pour étudier le réticulum dans beaucoup d'espèces où son indice de réfraction se rapprochant trop de celui du paraplasm qui le baigne, il devenait nécessaire de modifier la constitution physique de ce dernier ou de le dissoudre pour mettre en évidence la réticulation.

J'ai recherché quelle était l'action, sur les éléments constitutants du protoplasma, des couleurs d'aniline absorbables par la matière vivante, sujet qui a déjà donné entre les mains de MM. Henneguy (1) et Certes de si intéressants résultats. J'ai pour ces expériences suivi la technique indiquée par M. Certes (2) qui consiste à faire une solution alcoolique des couleurs à essayer, à en déposer sur une lame de verre une petite goutte que l'on étale et qu'on laisse évaporer. Il en résulte un dépôt très mince et très égal de matière colorante absolument pure et en mettant sur la lame de verre ainsi traitée la goutte d'eau contenant les Infusoires en expérience, puis couvrant avec une lamelle on suit très aisément le pro-

(1) Henneguy, *Coloration du protoplasma vivant par le brun Bismarck* (Société philomathique de Paris, 1881).

(2) Certes, *Sur un procédé de coloration des Infusoires et des éléments anatomiques pendant la vie* (Comptes rendus, t. LXII, p. 424-426, 1881).

grès de la coloration du protoplasma. Or, chez tous les individus que j'ai traités ainsi et qui se sont colorés d'une façon fort intense j'ai toujours observé que le hyaloplasma seul absorbait dès le principe la matière colorante et que la coloration du paraplasma ne survenait qu'à la mort de l'individu. Quand on comprime une Paramécie ainsi traitée mais encore active, il est facile de s'assurer que le paraplasma qui transsude au dehors est complètement incolore et qu'il n'acquiert une teinte pâle de la couleur employée qu'après un certain temps de séjour au dehors, alors que l'eau en imbibant peu à peu la masse finit par annihiler ses propriétés dialytiques avant d'en déterminer la brusque diffusion.

Le second élément essentiel du protoplasma des Ciliés est le liquide particulier qui remplit les mailles du hyaloplasma et l'imbibe complètement. Ce liquide est le paraplasma de Kupfer. J'ai déjà dit plus haut que Dujardin l'avait fort bien étudié à l'état pur sous le nom de sarcode et qu'il en avait reconnu toutes les propriétés physiques et chimiques en lui attribuant seulement la contractilité qu'il ne possède pas. Pour l'étudier, il suffit de comprimer une Paramécie avec beaucoup de précaution pour déterminer la transsudation du liquide à travers l'ectoplasme et la cuticule sans provoquer de lésions de celle-ci qui laisseraient passer en même temps des parties de hyaloplasma. On aperçoit alors (fig. 72, *a*) tout d'abord de petites élévations claires qui apparaissent à la périphérie du corps, grossissent peu à peu et finissent par se pédiculiser et s'isoler enfin pour flotter librement dans l'eau sous forme de petites boules légèrement réfringentes d'une homogénéité parfaite. Examiné dans cet état, le paraplasma se présente à nous comme un liquide un peu plus réfringent que l'eau et moins réfringent que l'huile, selon l'expression de Dujardin. Sa limpidité est parfaite et j'ai pu m'assurer que sa viscosité était beaucoup moins grande que celle du hyaloplasma, car j'ai vu parfois des monades emprisonnées dans des boules issues du corps d'une Paramécie bondir d'une paroi à l'autre (fig. 72, *c*) avec autant et peut-être même plus d'agilité

qu'elles ne l'eussent fait dans l'eau pure. La densité du paraplasma m'a paru peu supérieure à celle de l'eau, car les globules de cette substance s'y meuvent avec facilité. Une des propriétés les plus curieuses du paraplasma signalée par Dujardin, c'est de pouvoir après quelques minutes de contact avec l'eau ambiante disparaître brusquement, s'évanouir pour ainsi dire sans laisser d'autre résidu que quelques granulations très fines, à peine visibles, qui m'ont paru provenir d'un commencement de coagulation de la couche périphérique en contact direct avec l'eau. Il y a très probablement là un phénomène soudain d'endosmose qui occasionne l'explosion de la boule paraplasmique.

Les propriétés chimiques du paraplasma sont exactement les mêmes que celles du hyaloplasma, mais avec plus de sensibilité encore à l'action des réactifs. Les alcalis le dissolvent instantanément, les acides le coagulent et s'opposent à l'action dissolvante ultérieure de la potasse qui dans ce cas agit alors non plus en le dissolvant mais en modifiant ses propriétés physiques et en le rendant moins réfringent que le hyaloplasma. Enfin les matières colorantes agissent vis-à-vis de ce corps après fixation exactement de la même manière qu'envers le hyaloplasma ; mais la coloration est moins accentuée que chez celui-ci. La solution iodée y décèle instantanément la présence du glycogène par la coloration brune.

En comparant ces deux éléments du protoplasma nous voyons qu'ils ne diffèrent que par une seule propriété essentielle, la contractilité, mais qu'au point de vue des phénomènes osmotiques qui sont la base de la vie des organismes unicellulaires les caractères restent les mêmes. En effet, si au lieu de comprimer doucement l'Infusoire pour n'en faire sortir que le paraplasma, nous l'écrasons en amenant des lésions permettant ainsi l'irruption en dehors des deux éléments, nous les voyons se comporter exactement de la même manière. Le protoplasma résultant de leur association se gonfle, s'endosmose et disparaît, ne laissant à sa place que les granulations étrangères qu'il contenait. Ce phénomène n'est autre

chose que la diffluence du protoplasma et dans les deux corps le phénomène a lieu de la même façon.

J'ajouterais enfin une observation intéressante qui prouve que le paraplasma est bien un liquide vivant, jouissant des propriétés du protoplasma. Sur une de ces expansions paraplasamiques soulevées du corps d'une Paramécie j'ai vu des cils vibratiles qui avaient été détachés et emportés par cette expansion conserver leurs rapports de position entre eux et continuer leurs mouvements pendant un certain temps (fig. 79 b). Je sais bien que des cils détachés peuvent encore se mouvoir isolément ; mais ce qui m'a semblé intéressant, c'est de voir les cils conserver leur connexion avec le paraplasma comme s'ils en émanaient directement et pourtant nous venons de voir que cet élément n'avait aucune contractilité propre.

L'étude du paraplasma me conduit à parler d'une observation fort intéressante de M. le professeur Ranvier rapportée par lui dans son cours de 1885 sur le foie et publiée dans le *Journal de micrographie*.

D'après l'éminent professeur, le glycogène serait uniformément répandu dans la cellule comme de l'huile ; de plus les globules blancs eux-mêmes en contiendraient, et le glycogène diffuserait en dehors sous forme de gouttelettes colorées par l'iode. C'est ce que Dujardin prenait pour des expansions sarcodiques, ajoute M. Ranvier. En effet il est facile de reconnaître qu'il se passe ici le même phénomène que celui qui a lieu chez les Infusoires et même chez les Vers, où Dujardin a également observé la diffusion du sarcode ; mais alors de deux choses l'une : ou bien le paraplasma n'est que le glycogène lui-même, ou bien M. Ranvier a pris pour le glycogène ce qui n'en est qu'une dissolution dans le paraplasma. Cette dernière manière de voir pourrait être la plus conforme à la véritable interprétation des faits, car nous avons vu que le paraplasma qui diffuse en dehors ne se dissout pas dans la potasse après coagulation, tandis que le glycogène tel que l'a isolé et caractérisé C. Bernard est très soluble dans ce réactif. Barfurth, qui a étudié le glycogène dans les divers tissus et chez un infusoire, le

Nyctotherus cordiformis, a d'ailleurs reconnu que c'était bien dans le paraplasma qu'était localisé ce corps (1).

Après avoir étudié séparément les éléments constitutifs du protoplasma de l'Infusoire, il nous reste à examiner quelles sont les dispositions que présentent ces éléments, à quelles modifications de structure sont dues les différenciations morphologiques et physiologiques que l'on peut observer parfois à un si haut degré chez les Ciliés. Et la première différenciation qui frappe tout d'abord nos yeux c'est la structure plus ou moins nette du corps en ectoplasme et en endoplasme. A quoi est due cette différence d'aspect que présentent ces deux couches ? Autrefois, avant que la constitution intime du protoplasma fût même soupçonnée, on disait que l'ectoplasme était formé par une condensation périphérique du protoplasma. En réalité cette manière de voir était parfaitement exacte, seulement aujourd'hui nous pouvons préciser davantage et dire que l'ectoplasme est dû à la condensation du hyaloplasma qui en constitue presque toute la masse, tandis que dans l'endoplasme le paraplasma occupe un volume égal sinon supérieur à celui du hyaloplasma.

Les deux couches endoplasmique et ectoplasmique nous présentent d'intéressantes modifications de structure ; je commencerai par examiner celles de l'endoplasme ainsi que le principal problème qui s'y rattache, la question de la marche des aliments et du tube digestif dans l'intérieur du corps.

D'une façon générale l'on peut dire que l'endoplasme est composé d'un réticulum lâche circonscrivant des intervalles plus ou moins larges dans lesquels est logé le paraplasma. La disposition de ce réticulum est assez variable et j'ai étudié trop peu d'espèces à ce point de vue pour pouvoir donner des règles générales. Chez le *Paramœcium aurelia* les mailles sont allongées dans le sens du grand axe du corps, à l'exception pourtant de celles qui relient directement l'ectoplasme à l'endoplasme et qui forment une couche assez régulière d'aréoles

(1) *Arch. f. Mikrosk. Anat.*, Bd XXVI, p. 391, 1885.

à diamètres égaux dans tous les sens. La même disposition se retrouve mais à un degré bien plus prononcé et visible même sur le vivant chez le *Cyrtostomum leucas* que j'ai étudié dans la première partie de ce travail (fig. 19 et 21) ; mais chez cet infusoire les trabécules du réticulum central sont plus courts, plus égaux et son endoplasme est par conséquent plus dense ; il ne présente que des mouvements extrêmement lents, comparables à ceux que j'ai observés chez le *Prorodon niveus*.

Une autre variété d'endoplasme et des plus faciles à observer se rencontre chez le *Stentor polymorphus*, où, grâce à la différence de réfringence du hyaloplasma et du paraplasma, on le voit très bien sur le vivant (fig. 66), surtout au-dessous de la vésicule contractile, où la masse du corps étant moins épaisse présente plus de transparence. Ici les mailles sont allongées, extrêmement irrégulières et se brisent avec la plus grande facilité pour se ressouder ensuite. Chez un autre cilié hétérotriche le *Balantidium elongatum*, on trouve une disposition très régulière (fig. 42) qui se rapproche beaucoup de celle que l'on rencontre chez un grand nombre d'Oxytriches, où les mailles sont formées de trabécules courts et fort épais. Enfin les Vorticellidæ m'ont paru présenter une réticulation endoplasmique assez lâche. Comme on peut le voir par ce court exposé, nos connaissances sur l'endoplasme sont encore trop rudimentaires pour en tirer des conclusions générales, et je crois du reste que l'on trouvera peu de relations entre la disposition du réticulum et la distribution taxinomique des espèces.

La question la plus importante qui se rattache à l'endoplasme est celle de la marche des aliments dans sa masse. J'ai déjà cité à la partie historique de ce travail la théorie bien connue de la polygastricité d'Ehrenberg et je n'y reviendrai pas ici. J'ai dit également que l'école de Dujardin refusait toute trace de tube digestif aux Infusoires et admettait une cyclose libre des aliments dans le protoplasma. Il est bien certain que, sauf Künstler qui a décrit un tube digestif à parois différenciées chez les Flagellés, personne n'a jusqu'à présent découvert cet organe dans le protoplasma des Infusoires, mais

parce qu'un organe n'a pas de parois différenciées s'ensuit-il par là qu'il n'existe pas physiologiquement? Évidemment non, et certaines observations prouvent le contraire de la façon la plus nette.

Pour éviter toute confusion, il faut d'abord distinguer les différentes manières dont se comportent les aliments dans le corps des Ciliés : 1° Chez certaines espèces, les Paramæcies, les Colpodes et, en général, toutes celles qui ont un endoplasme excessivement lâche, les aliments sont reçus dans des vacuoles temporaires formées de parois parfaitement circulaires et contenant outre les aliments une certaine proportion d'eau avalée avec eux. Ces vacuoles font plusieurs fois le tour du corps, puis, à un moment donné, sont rejetées au dehors lorsqu'elles passent au niveau de l'anus. J'avais vu tout d'abord; et j'avais publié dans ma note sur le réticulum, que ces vacuoles alimentaires circulaient à travers les mailles du réseau hyaloplasmique; mais j'ai reconnu depuis que ce réseau lui-même obéissait à un mouvement de cyclose et que dans ces espèces à endoplasme lâchement réticulé les contractions lentes du hyaloplasma pouvaient produire ce mouvement. La zone où se produit cette cyclose est assez restreinte et la partie centrale du corps est animée de mouvements beaucoup plus lents et plus irréguliers que la zone sous-corticale.

2° Chez d'autres espèces, les Oxytrichides en particulier, les bols alimentaires n'obéissent plus à la cyclose, mais nous les voyons, à mesure que leur contenu disparaît et passe à l'état résiduel, se rapprocher peu à peu de l'anus pour être à un moment donné expulsés en dehors.

3° Chez le *Didinium nasutum*, la différenciation s'accroît encore davantage, le bol alimentaire suit un trajet déterminé toujours le même, en ligne droite, et se rapproche peu à peu de l'anus. Cependant M. Balbiani, qui a fait cette observation, n'a pas vu de parois différenciées à ce tube digestif, et ce qu'il y a de curieux, c'est qu'indépendamment de ce trajet du bol alimentaire, en ligne droite, il n'en existe pas moins chez le *Didinium* une cyclose purement protoplasmique, ayant pour

centre le tube digestif et pour périphérie les parois du corps. J'ajouterai à cette observation un autre fait encore inédit, observé également par M. Balbiani et cité par lui dans son cours de cette année au Collège de France. Chez le *Nyctotherus cordiformis*, cilié hétéotriche, parasite de la grenouille, il se produit souvent après la fixation par l'acide osmique une traînée claire qui, partant de l'extrémité inférieure du pharynx, se dirige à travers l'endoplasme vers l'anus, et contre les parois mal délimitées de ce tube on voit souvent des globules sanguins de la grenouille qui y semblent réellement contenus et qui ne pénètrent pas dans l'endoplasme.

Enfin, en étudiant le *Balantidium elongatum*, j'ai fait une constatation analogue sur des individus traités par la potasse (fig. 41) et j'ai vu très nettement une traînée claire partant de la bouche et rejoignant l'anus.

Tous ces faits ont leur valeur et ne doivent pas être attribués à des hasards de préparation, puisqu'ils se reproduisent plusieurs fois et toujours de la même manière.

Commençons par étudier le mécanisme de la cyclose et de ses deux termes extrêmes, à savoir l'entrée et la sortie du bol alimentaire. Le bol alimentaire tombant dans le protoplasma central contient à la fois une eau chargée de principes utiles, et parfaitement aérée, et des éléments solides également utiles et assimilables. Ces matières liquides et solides excitent dans le protoplasma une faculté absorbante; en d'autres termes, elles ne contiennent point de principes propres à exciter sa contractilité, par conséquent les phénomènes d'osmose commencent à se produire normalement entre le protoplasma et le contenu de la vacuole; les matières solides subissent des modifications, des dissolutions qui les rendent absorbables; les matières liquides sont également absorbées ou tout au moins cèdent au protoplasma un certain nombre de leurs principes. Pendant ce temps la cyclose se produit toujours, le bol alimentaire passe plusieurs fois devant l'anus sans s'y engager; mais, au fur et à mesure que le contenu de la vacuole alimentaire est digéré par le protoplasma, ses pro-

priétés vis-à-vis de celui-ci changent progressivement. Les corps solides ou liquides qui y sont contenus ne sont plus des substances utiles ou neutres, ils tiennent en dissolution des matières excrémentitielles, des sels, des gaz qui excitent la contractilité, l'irritabilité du protoplasma. Quand les causes qui excitent cette contractilité sont arrivées à leur maximum, le protoplasma tend naturellement à se contracter sur le corps qui l'excite, et lorsque celui-ci passe devant l'ouverture préformée, différenciée par conséquent et adaptée au but, cette pression due au protoplasma contracté par la présence des corps excrémentitiels suffit pour chasser ceux-ci vers le point de moindre résistance, c'est-à-dire vers l'anús.

Ici, par conséquent, nous n'avons pas trace de tube digestif, mais nous constatons déjà un fait, c'est la présence d'une bouche qui troue l'ectoplasme et d'un anus à position constante au-dessous duquel l'ectoplasme doit présenter une différenciation sinon morphologique du moins physiologique. Faisons un pas de plus, nous verrons la différenciation morphologique suivre de près la différenciation physiologique. Déjà chez les Paramécies nous pouvons constater un pharynx formé par l'invagination de la cuticule, chez d'autres espèces la même différenciation apparaît du côté de l'anús et un grand nombre d'Hétérotriches présentent une invagination anale constante.

Si nous passons des espèces où la cyclose existe, plus ou moins lente, à celles où les aliments suivent dans le protoplasma une marche en apparence indéterminée, nous voyons naturellement se produire les mêmes phénomènes digestifs, c'est-à-dire que le bol alimentaire d'abord favorablement accueilli excite peu à peu la contractilité protoplasmique. Or ici les aliments sont suspendus dans un protoplasma assez dense, rien ne les pousse vers l'anús plutôt que vers un autre point quelconque de la périphérie du corps et cependant nous voyons peu à peu le bol alimentaire se rapprocher du point où il devra être expulsé. Si nous rapprochons ce fait des observations citées plus haut, nous pourrions admettre

dans le protoplasma central, dans l'endoplasme une différenciation physiologique tendant à faire suivre aux aliments un trajet déterminé, et nous pourrions considérer comme un commencement de différenciation morphologique la tendance qu'aura le protoplasma sous l'action de certains réactifs à se rétracter suivant une direction constante et déterminée (*Balan-tidium*, *Nyctothérus*).

La différenciation morphologique s'accroît bien davantage encore chez le *Didinium nasutum*, où le fait même du trajet des aliments en ligne droite indique une disposition spéciale du protoplasma. C'est ce que Maupas n'a pas compris lorsqu'il attribue à M. Balbiani la pensée qu'il existe un tube digestif chez le *Didinium* en l'accusant ensuite d'inconséquence avec lui-même, parce qu'il dit plus loin n'y avoir pas distingué la paroi différenciée. Et l'erreur de Maupas gît sur l'idée absolument fautive qu'il se fait du mot paroi. Pour lui ce mot voudrait dire membrane, couche différenciée, en un mot, paroi structurée. Mais la bulle d'air contenue dans une masse de verre, la gouttelette d'huile suspendue dans l'eau n'ont-elles donc pas de parois bien que ne présentant aucune modification de structure dans leurs contours externes? Si M. Balbiani n'a pas vu de couche périphérique différenciée autour de l'intestin du *Didinium*, c'est parce qu'il n'y en a pas; mais cela ne veut pas dire du tout que cet intestin n'existe pas et le fait même que sous la pression de la proie qui y pénètre ses parois se dilatent au-devant d'elle *suivant une direction déterminée et constante* prouve que le protoplasma a une tendance à s'ouvrir suivant cette direction. On pourrait ajouter bien d'autres preuves à celles que je viens de donner, telles que la rétraction des parois par l'iode laissant au centre un espace clair (1).

Mais j'ai hâte d'arriver à une espèce voisine du *Didinium* que j'ai découverte dernièrement et décrite dans la partie des-

(1) Balbiani, *Observations sur le Didinium nasutum* (Arch. de zool. expér., t. II, 1873, pl. XVII).

criptive de ce travail sous le nom de *Monodinium Balbianii*. Chez le *Didinium* la différenciation morphologique est naissante, elle ne se traduit que par des phénomènes accessoires qui permettent de la reconnaître cependant de la façon la plus nette. Chez le *Monodinium Balbianii* la différenciation est complète, et l'on voit sur les individus fixés par l'iode un faisceau de filaments allant de la bouche à l'anus. Ce n'est pas tout à fait la paroi structurée, mais c'en est un commencement.

Si le lecteur veut bien se reporter au passage de la partie descriptive de mon travail où je traite de l'organisation du *Prorodon niveus*, ainsi qu'à la figure 1, il pourra comparer les filaments buccaux, et les faisceaux accessoires épars dans l'endoplasme du *Prorodon* avec ceux du *Monodinium*. Ces éléments ont exactement le même aspect, la même constitution; mais comme je l'ai déjà dit en parlant du *Prorodon*, doit-on voir dans ces faisceaux épars une différenciation morphologique d'un intestin contourné? Je n'ose l'affirmer faute de preuves, mais il faut espérer que l'on arrivera, sinon sur cette espèce, du moins sur une autre mieux différenciée, à en saisir la vraie nature. Quoi qu'il en soit, je ne pouvais me dispenser, en parlant des différenciations de l'endoplasme, d'en signaler une aussi intéressante, et je la place ici, car je crois qu'il y a là un lien que je n'ai pu saisir.

La structure de l'ectoplasma des Ciliés présente des modifications non moins intéressantes que celle de leur endoplasme. A elle, en effet, se rattache l'étude du système contractile vasculaire et de la couche musculaire. Je vais exposer d'abord sa structure chez différents types d'Infusoires, puis je passerai à l'étude de ses différenciations.

Chez un certain nombre de Ciliés on ne distingue, pour ainsi dire, pas d'ectoplasme. Le *Gonostomum pediculiforme*, l'*Actinotricha saltans*, tous deux bien étudiés par Maupas, sont dans ce cas, mais l'on peut cependant considérer comme tel la couche la plus externe du corps, celle qui le limite extérieurement comme par une lame mince ininterrompue et qui est recouverte immédiatement par la cuticule lorsqu'il y en a

une. Il importe cependant de ne pas confondre ces deux couches d'origine et de nature absolument différentes. Il existe, en effet, des Ciliés chez lesquels la couche ectoplasmique est si nettement différenciée qu'on la confondrait volontiers avec la cuticule. Le *Prorodon niveus* en est un exemple (fig. 4), et je ferai voir lorsque je parlerai des sécrétions ectoplasmiques quels sont, selon moi, les caractères différentiels sur lesquels on peut baser la distinction de l'ectoplasme et de la cuticule.

Lorsque la couche ectoplasmique présente une très grande minceur, il est fort difficile de lui assigner une structure quelconque; mais, dès qu'elle commence à être nettement analysable à l'œil, on s'aperçoit que sa texture n'est pas homogène et que, comme l'endoplasme, elle se compose également des deux éléments protoplasmiques : le hyaloplasma et le paraplasma; seulement ici l'élément le plus solide domine sur l'élément liquide, et l'on voit le premier former des trabécules épais, circonscrivant des espaces souvent très réguliers contenant le paraplasma. L'ectoplasme du *Condyllostoma patens*, étudié et figuré par Maupas (1) présente un exemple très net de cette constitution qui tout en étant fondamentalement à peu près uniforme varie beaucoup quant à ses dispositions de structure. Maupas a du reste figuré un assez grand nombre d'ectoplasmes, et quelle que soit la façon dont il considère ces couches périphériques, son travail n'en présente pas moins un grand intérêt. Ainsi, planche XX, figure 27, il représente l'ectoplasme de l'*Acineria incurvata*; malheureusement, il a négligé totalement d'expliquer la figure et de donner le sens des lettres qui y sont jointes; mais les vacuoles claires qu'il représente sous la lettre *c*, dans la couche la plus inférieure, sont évidemment les aréoles les plus externes de la couche endoplasmique. Planche XXIII, figure 7, il donne également une bonne figure de la couche périphérique de l'*Holosticha Lacazei*. Là aussi on voit très nettement la structure réticulée de l'ectoplasme. Il est donc

(1) *Contributions*, pl. XXII, fig. 5 et 6.

regrettable que le savant cytologiste se soit trop étroitement attaché à la théorie du sarcode de Dujardin, et n'ait pas tiré de son travail les conclusions qu'il contenait en germe.

Les alvéoles hyaloplasmiques de l'ectoplasme peuvent atteindre un tel degré de minceur dans le sens transversal, qu'ils apparaissent alors comme des bâtonnets plongés dans une masse hyaline et qu'ils donnent à la couche ectoplasmique l'apparence d'une membrane striée radialement. L'ectoplasme du *Prorodon niveus* présente cet aspect. D'autres fois les alvéoles sont plus larges, et alors, vues de face, présentent des polygones plus ou moins réguliers, circonscrits par des mailles plus ou moins larges. Vues en coupe, au contraire, elles forment un tégument clair à bâtonnets espacés (*Holosticha Lacazei*, *Euplotes Charon*) (fig. 51).

J'ai observé cette disposition chez un grand nombre de formes, surtout chez celles qui ont un ectoplasma très épais et garni de trichocystes; mais la présence de ceux-ci ne permet point de voir nettement la disposition des alvéoles de profil, et l'on ne peut les étudier que vus de face. Cette disposition, figurée par Bütschli chez l'*Opalina ranarum*, se retrouve chez le *Paramaecium aurelia*, après traitement par la potasse, sur des individus fixés par le sérum iodé (fig. 67); elle apparaît surtout nettement au moment précis où l'on neutralise la potasse par la solution d'acide acétique à 1 pour 100, et varie un peu en netteté selon les individus. Le *Balantidium elongatum* (fig. 42) présente un ectoplasme à peu près semblable; seulement ici les deux couches ont presque le même aspect, à cause de la densité relative de l'endoplasme. De plus, la cuticule très épaisse de cet infusoire lui constitue un revêtement continu, qui peut expliquer le peu d'épaisseur de la couche sous-jacente.

Chez une Vorticellide, que je crois bien être l'*Epistylis plicatilis*, et qui vit en assez grande abondance dans la mare du Muséum, les aréoles ectoplasmiques présentent une disposition toute différente (fig. 68); elles sont rangées parallèlement à l'axe du corps sur deux rangées alternantes dans la

portion inférieure du corps, et vont en diminuant de taille à mesure que l'on remonte vers le péristome.

Ces quelques exemples suffisent pour montrer quelle variété règne dans la structure ectoplasmique des Ciliés; il est en ce moment impossible de comparer cette structure dans les différents groupes de cet ordre, car nos connaissances sur le sujet sont encore trop restreintes. Je passe donc à l'étude des modifications physiologiques et morphologiques de l'ectoplasme, celles qui donnent naissance au système vasculaire contractile et au système musculaire.

On a beaucoup discuté sur la structure et le rôle de la vésicule contractile des Infusoires.

En ce qui concerne son organisation, la principale question qui s'imposait, celle qui a le plus longtemps partagé les naturalistes, était de savoir si cette vésicule avait ou non une paroi propre. J'ai déjà dit, en parlant du tube digestif des Infusoires, ce qu'il fallait entendre par paroi, et la distinction qu'il fallait faire entre paroi et paroi structurée, différenciée. Je n'y reviendrai pas ici; mais, comme tous les observateurs qui ont discuté sur la question ne pouvaient mettre en doute l'existence d'une paroi dans la vésicule contractile sans mettre en doute l'existence de cette vésicule elle-même, je pense qu'ils ont employé ce mot dans son sens le plus restreint, dans celui de paroi différenciée.

Tous ceux qui ont voulu voir dans les Ciliés des êtres hautement différenciés et multicellulaires, Claparède et Lachmann et leur école, ont naturellement admis l'existence de cette paroi différenciée.

Ceux qui, au contraire, comme Siebold, Stein, Bütschli, Hæckel, ne voyaient dans les Infusoires que de simples cellules, leur ont refusé toute structure et les ont considérées comme de simples vacuoles insérées dans le protoplasma, mais douées de contractilité rythmique, Wrzesniowski (1) et Bütschli (2),

(1) *Archiv. f. Mikr. Anat.*, Bd V, 1869.

(2) *Zeitschr. f. Wiss. Zool.*, Bd XXX, 1878.

ont très bien étudié la question et prouvé de la façon la plus péremptoire l'absence de toute membrane entourant et tapissant la vésicule. Maupas (1) a fait aussi un certain nombre de bonnes observations et est arrivé à la même conclusion.

Enfin, j'en arrive à l'auteur qui a le mieux compris la nature de ces organes et qui s'est le mieux rendu compte de leur structure; je veux parler de M. Balbiani. « Je pense, dit-il, que si l'on n'admet pas une paroi membraneuse distincte, on peut, au moins, en admettre une formée par une condensation du protoplasma en substance corticale autour des vacuoles contractiles (2). » Et un peu plus bas il ajoute : « Il est même possible que la cuticule s'invagine par ce pertuis (le pore excréteur) pour tapisser la vésicule, comme elle s'invagine dans les ouvertures buccale et anale, pour revêtir la paroi de l'œsophage et de l'anus. »

Or en examinant les planches qui accompagnent mon travail et en se reportant à ce que j'en dirai plus loin, le lecteur pourra se convaincre aisément que si je n'ai pu discerner la membrane interne des vésicules contractiles, j'ai démontré par l'étude de quelques espèces de Ciliés jusqu'ici peu étudiées à quel degré de différenciation pouvaient arriver ces vésicules.

On a autant discuté sur le rôle de ces organes que sur leur organisation. D'après M. Balbiani, qui en a fait l'histoire dans son cours, il y aurait à ce sujet six opinions différentes. La vésicule contractile aurait été prise pour des vésicules séminales (Ehrenberg), pour un cœur (Wiegmann, Siebold, Claparède), pour des organes de respiration aquatique (Spallanzani, Dujardin, Zenker), pour des appareils d'excrétion urinaire (Schmidt, Stein, Bütschli), pour des organes respiratoires et excréteurs (Hæckel), enfin pour des organes d'impulsion chez le *Chilodon propellens* (Engelmann) (3).

Aujourd'hui que l'on admet généralement l'existence d'un pore excréteur faisant communiquer la vésicule avec l'exté-

(1) *Contrib. à l'ét. des Inf. ciliés*, p. 631.

(2) *Journal de microg.*, 1881, p. 164.

(3) *Zool. Anz.*, 1, 1878.

rieur, et que l'on a bien étudié la fonction de cet organe, l'on ne peut guère se rattacher qu'à l'une des opinions qui y voient un appareil excréteur, c'est-à-dire à celle de Bütschli ou de Hæckel, et la dernière me paraît, en résumant la précédente, expliquer parfaitement le rôle de la vésicule contractile. C'est un organe chargé de chasser au dehors le liquide excrété par le protoplasma, et dont celui-ci a extrait tous les principes utiles en le chargeant de ses matières excrémentitielles liquides. Or étant donné que le protoplasma de l'Infusoire respire en absorbant l'oxygène contenu dans l'eau (1); étant donné également qu'il absorbe et assimile des corps solides et qu'il doit, par conséquent, excréter le résidu de cette assimilation, l'opinion d'Hæckel me paraît la plus juste et la plus vraisemblable.

Je vais suivre, pour étudier la vésicule contractile, la même marche que celle que j'ai suivie en étudiant la question du tube digestif chez les Ciliés. J'irai donc du simple au composé; j'examinerai la vésicule contractile la plus simple, celle qui ne présente aucune trace de différenciation, et je montrerai ensuite à quel degré de complication elle peut arriver chez certains types d'Infusoires.

Deux caractères frappent tout d'abord l'observateur qui étudie la vésicule contractile : c'est qu'elle est toujours placée à la périphérie du corps et presque tangentiellement à sa surface, lorsque l'ectoplasme est peu différencié; et ensuite, que jamais elle n'obéit au mouvement de cyclose, même chez les espèces où cette cyclose se produit jusqu'aux bords du corps et contre l'ectoplasme lui-même.

Ces deux caractères donnent à la vésicule contractile une grande fixité de position dans l'être qui la porte, fixité qui fournit à la taxinomie un de ses plus sûrs moyens de détermination spécifique.

La vésicule contractile la plus simple est donc une vacuole

(1) Rossbach, *Die Rhythm. Bewegung. Arbeit. aus d. zoologisch zootom. Institut en Würzburg*, 1872.

arrondie à contractions rythmiques, à position constante, logée dans la zone externe du corps de l'Infusoire. Chez les espèces à ectoplasme peu différencié, nous ne pouvons conclure rien de plus, et, au moins en apparence, la vésicule ne présente aucune différenciation morphologique, alors que déjà sa différenciation physiologique est nettement accentuée. Le plus grand nombre des espèces de Ciliés sont dans ce cas, et ce n'est pas à eux qu'il faut s'adresser pour étudier la nature de cet organe. Le *Colpoda cucullus*, le *Colpidium cucullus*, le *Monodinium Balbianii*, présentent cette structure simple.

Un second type un peu plus complexe se trouve chez le *Prorodon niveus*, la *Nassula ornata* et l'*Enchelyodon farctus*; c'est le type étudié par Wrzesniowski dans le travail que j'ai cité un peu plus haut. La vacuole principale s'entoure avant la systole de vacuoles secondaires (fig. 12), puis la systole s'effectue et ces vacuoles secondaires viennent prendre la place de la vacuole principale (fig. 13), se fusionnent en rétractant leurs parois (fig. 14), deviennent à leur tour vacuole principale en s'entourant de vacuoles secondaires (fig. 15), et ainsi de suite. Ici encore, pas de différenciation morphologique et de structure spéciale; c'est le même processus que précédemment, et pourtant je ferai voir que déjà à ce point de différenciation, l'on retrouve dans certains cas, par d'heureux hasards de préparations, une tendance de ces vésicules à se rapprocher d'un type plus compliqué.

L'*Ophryoglena flava* (fig. 35) nous présente enfin une différenciation morphologique distincte. Là, en effet, nous reconnaissons que la vésicule contractile est logée dans la paroi ectoplasmique et qu'elle est nettement limitée par une couche ectoplasmique, qui se dilate par l'afflux du liquide, et chasse celui-ci au dehors par sa contractilité; nous voyons ici la contraction commencer au point diamétralement opposé au pore et s'accroître dans ce sens, de sorte que la vésicule présente un fond convexe en cul de bouteille, et enfin n'apparaît plus que sous la forme d'une vésicule aplatie, qui disparaît à son tour.

Une espèce voisine, l'*Ophryoglena atra* (fig. 26 et 27), est plus intéressante encore et montre au plus haut degré la différenciation des parois de la vésicule, et en même temps leur contractilité spéciale et différenciée. Chez cette espèce, qui, comme on le sait, est colorée en noir violacé par des granulations répandues jusque dans l'ectoplasma, la vésicule apparaît comme une boule de protoplasma, incolore, plaquée contre la face dorsale et de diamètre toujours uniforme. Lorsqu'elle est en pleine diastole (fig. 27), elle présente en coupe optique une double paroi fort épaisse et fort nette, limitée d'un côté par la zone colorée qui l'entoure, de l'autre par le liquide qui la remplit. Quatre pores très brillants, et *visibles pendant la diastole*, la mettent en communication avec le dehors. Au moment où s'effectue la systole (fig. 26), ce n'est point la paroi toute entière qui revient sur elle-même, comme on serait tenté de le croire au premier abord ; son diamètre extérieur reste, je l'ai dit, invariable ; c'est la substance même de cette paroi qui, se dé comprimant pour ainsi dire brusquement, vient remplir l'espace occupé par le liquide et le chasse ainsi en dehors ; seulement, comme la substance est d'autant plus molle qu'elle se détend davantage, elle est impuissante à chasser tout le liquide qui remplissait la vésicule ; une partie de celui-ci s'introduit dans ses mailles et constitue le rudiment de la nouvelle vacuole qui va se former par la rétraction des parois protoplasmiques vers la périphérie.

Le type de la vésicule contractile en étoile a été trop bien étudié pour que je le reprenne ici ; je me bornerai à dire que l'on observe, chez les Infusoires où il existe, que les rayons qui convergent vers la vésicule gisent toujours dans la couche ectoplasmique, immédiatement au-dessous de la couche à trichocystes. Cette forme en étoile n'est pas constante, même chez l'Infusoire, où elle a été le mieux décrite, chez le *Paramœcium aurelia* ; Saville Kent dit qu'elle est due à la compression, mais qu'il ne l'a jamais observée chez les individus libres. Maupas, au contraire, la considère comme normale. J'ai très souvent observé des Paramœcies non comprimées, et

qui se tenaient en repos dans une préparation conservée dans la chambre humide et recouverte d'une lamelle supportée par d'épais tasseaux, et je dois dire que souvent, en effet, je n'ai pas observé trace de canalicules étoilés, tandis que d'autres fois, dans les mêmes conditions, je les ai vus très nettement. Je crois donc que l'apparition de ces canaux secondaires est due toujours à une légère altération pathologique de la vésicule, altération dont la cause nous échappe parfois, et qui peut être due simplement à l'acidité du milieu, altération qui peut se produire sans nuire au fonctionnement vital de l'individu tout le temps que la cause en reste légère et constante. Et mon opinion est basée sur ce fait que chez un certain nombre d'autres espèces où jamais l'on ne voit de canalicules à l'état normal, l'on peut en faire apparaître de très longs et de très ramifiés par la compression, ou quelquefois même par une fixation heureuse à l'acide osmique. Le *Plagyopyla fusca*, par exemple, infusoire cilié marin, que j'ai étudié à Concarneau (fig. 28), présente deux vésicules contractiles parfaitement rondes et sans diverticules; mais, si on le comprime, on voit immédiatement apparaître dans la couche ectoplasmique de nombreux canalicules de diamètre uniforme, qui peuvent même s'anastomoser entre eux (fig. 29).

Cette différenciation rudimentaire ou pathologique est au contraire normale et constante chez le *Cyrtostomum leucas* (fig. 20); mais ici elle atteint un degré de complication des plus intéressants, et qui montre bien la différenciation contractile spéciale de toute une couche périphérique autour du corps des Infusoires. La figure 20 montre ce système contractile vu sur un individu qui présente sa face dorsale et n'est pas comprimé par le couvre-objet. On voit un réseau très fin, très net de canalicules qui s'anastomosent entre eux, se contractent successivement, apparaissant et disparaissant par places et communiquant avec la vésicule contractile par un certain nombre de conduits afférents. Il m'a bien semblé apercevoir un système de canalicules plus fins encore entre les mailles du réseau, mais je ne puis le garantir avec certi-

tude. Lorsqu'on examine la couche périphérique du corps en coupe optique, on voit que ces canaux sont situés dans une couche particulière, limitée d'une part par la couche à trichocystes (fig. 21), d'autre part par les premières aréoles du réticulum endoplasmique, et sur la vésicule contractile elle-même, vue en coupe optique, il est facile de s'assurer que c'est dans l'épaisseur de cette couche qu'elle prend naissance, et qu'elle n'est formée que par une dilatation à un carrefour où se rencontrent plusieurs canalicules, et au-dessus duquel est le pore afférent (fig. 19).

Je disais tout à l'heure que d'heureux hasards de préparation permettaient souvent de reconnaître l'existence de cette couche contractile et la tendance qu'elle présente à se creuser d'un réseau vasculaire. Souvent en effet chez des *Prorodon niveus* fixés à l'acide osmique et colorés au picro-carmin j'ai observé un réseau semblable rejoignant la vésicule contractile placée inférieurement (fig. 7) et j'ai dans mes préparations un individu ainsi traité qui montre très nettement cette disposition. J'ai fait également une remarque analogue chez le *Paramæcium aurelia* lui-même. Sur les individus fixés à l'acide osmique et non comprimés (fig. 65), il se produit souvent entre les deux vésicules contractiles un canal dont la position est exactement la même par rapport à la couche périphérique que l'un quelconque des canalicules normaux du *Cyrtostomum*.

J'ajouterai enfin que si l'on comprime un *Cyrtostomum* comme l'a fait Maupas pour étudier la vésicule contractile, on voit apparaître en effet un certain nombre de canalicules fins et continus, résultant de la rupture des cloisons de quelques canalicules du réseau. Et il est à noter que ces canalicules ainsi formés semblent contenir un liquide d'une réfringence différente de celle que contiennent les canalicules du réseau. Ceux-ci en effet sont à peine visibles à cause de l'indice de réfraction de leur contenu, qui semble se rapprocher beaucoup de celui du paraplasma, tandis que le liquide de la vésicule et des canaux déterminés par la compression est nettement rosé et présente un indice de réfraction voisin de celui de l'eau.

Cette observation a sa valeur, parce qu'elle peut servir à expliquer le mécanisme intime du système contractile.

Nous savons en effet que le système vasculaire contractile a son siège dans une couche péripériphérique ectoplasmique tantôt peu visible ou même invisible par suite de la faible différenciation de l'ectoplasme, tantôt au contraire nettement discernable et limitée d'un côté par l'endoplasme, de l'autre par la couche à trichocystes quand elle existe, et il nous est permis de nous demander pour quelle raison, par quel mécanisme les liquides imbibant le protoplasma sont exprimés de sa masse en un lieu déterminé qui est la couche périphérique pour venir affluer en un point donné du corps et être rejetés au dehors. En traitant de la cyclose des vésicules alimentaires et de la défécation de leur contenu, j'ai essayé de démontrer que cette éjection n'était due qu'à la contractilité du protoplasma excitée par la présence de corps devenus impropres à sa vie; je crois également que cette explication est applicable à l'excrétion des liquides de la vésicule contractile.

Les deux éléments du protoplasma, le hyaloplasma et le paroplasma, sont, comme nous l'avons vu, susceptibles d'endosmose, et leur vie ne se maintient, ne se développe qu'à la condition que cette fonction s'exerce d'une façon continue et qu'une eau toujours aérée pénètre dans leur masse pour y laisser son oxygène et s'y charger des principes résiduels sans cesse sécrétés; nous pouvons donc nous représenter le protoplasma comme une éponge à mailles infiniment fines ayant une grande puissance d'absorption, une grande affinité pour l'eau oxygénée et une répulsion égale pour l'eau viciée par la perte de cet oxygène et la dissolution de substances nuisibles. Ce protoplasma a donc une tendance à rejeter hors de lui-même les liquides excrémentitiels, et cette tendance est une de ses propriétés intimes, de même que la pierre lithographique acidulée et séchée a plus d'affinité pour l'eau que pour les corps gras et rejette ceux-ci de sa masse dès qu'on lui fournit l'élément préféré, l'eau. Il n'y a donc rien d'étonnant que les

liquides excrétés par le protoplasma se réunissent pour former des masses, des inclusions désormais étrangères à la vie de l'être, à sa constitution et qui doivent fatalement être expulsés au dehors puisqu'elles excitent la contractilité et l'irritabilité du protoplasma qui les entoure. Mais pourquoi la centralisation des liquides sécrétés se fait-elle dans la couche périphérique du corps ? Ici nous ne pouvons que faire intervenir une différenciation fonctionnelle de cette couche et nous contenter de constater simplement le fait. Les théories pour être justes doivent être basées sur des observations, et j'avoue que rien ne peut encore nous éclairer sur la nature particulière de cette couche. Cependant une hypothèse se présente à notre esprit, qui vraisemblablement pourrait être juste et a au moins l'avantage d'avoir pour elle une observation exacte. J'ai fait voir que la couche périphérique du corps sus-ectoplasmique avait chez quelques espèces une tendance à se fendiller, à se creuser de canalicules sous l'influence des réactifs fixateurs, j'ai même montré que ce phénomène se produisait chez des formes où n'apparaît sur le vivant aucune trace du réseau vasculaire comparable à celui du *Cyrtostomum*. On pourrait conclure de ce fait que la couche sus-ectoplasmique est celle qui présente le moins de cohésion, celle qui se laisse distendre le plus facilement par les liquides sécrétés, et que c'est là uniquement la cause de leur centralisation en ce point, car cette tendance à se creuser de canalicules sous l'influence du retrait de sa masse par la coagulation brusque due aux réactifs indique bien, il me semble, une structure particulière et une structure plus lâche que celle du reste du corps de l'organisme. La solution du problème se trouverait ainsi reculée jusqu'à la question de la localisation de la vésicule contractile, et ici nous ne pouvons encore qu'invoquer une différenciation survenue cette fois dans l'ectoplasme tout entier, qui s'est percé d'un pore excréteur destiné à donner issue au dehors au liquide provenant de toute la couche périphérique vasculaire.

L'ectoplasme des Ciliés nous offre encore à considérer d'inté-

ressantes modifications de structure. Ce sont les bandes contractiles que l'on a appelées aussi fibres musculaires, les trichocystes et enfin en dernier lieu la sécrétion périphérique de l'ectoplasme, la cuticule.

La substance contractile peut affecter deux formes différentes dans l'ectoplasme ; elle peut se présenter sous forme de fibres claires intercalées entre des bandes granuleuses longitudinales (*Stentor*, *Spirostomum*) ou de fibrilles très minces et transparentes groupées en faisceaux (*Vorticellides*). Tous les auteurs qui ont étudié ces éléments se sont efforcés d'y trouver la constitution de la fibre musculaire ; ces bandes ou ces fibres agissent en effet comme de vrais muscles, c'est-à-dire que la contraction se produit toujours dans le sens longitudinal ; mais cela ne suffit pas pour prouver que ce soient là des éléments aussi nettement différenciés.

Examinons d'abord la question des bandes musculaires du *Stentor polymorphus* : Schmidt, Stein, Rouget concluent que les fibres musculaires sont représentées par les bandes granuleuses de l'ectoplasme ; ils se fondent sur le fait que les granulations de ces bandes se rangent en séries transversales pendant la contraction. Lieberkühn, Greef, Everts et Engelmann voient au contraire le système musculaire dans les lignes claires qui séparent les bandes granuleuses ; ils se basent pour soutenir cette opinion sur le plissement de ces lignes pendant la contraction et sur leur existence propre dans l'ectoplasme.

En 1875, Engelmann (1) étudia la substance contractile des Infusoires et y reconnut la biréfringence, mais *il la trouva également dans toutes les autres parties du corps dépourvues de bandes musculaires* ; ainsi, les cils vibratiles, le protoplasma des rhizopodes eux-mêmes possèdent cette propriété.

Si nous passons à l'étude de la seconde forme de contractilité ectoplasmique nous la trouvons représentée par des

(1) *Pflüger's Archiv.*, t. XI.

fibrilles qui constituent le style des vorticelles, fibrilles qui s'épanouissent en divergeant sur tout le corps de l'organisme. Ces fibrilles s'épaississent pendant la contraction et jouissent de la double réfringence.

J'ai surtout étudié le système contractile du *Stentor polymorphus*. Lorsqu'on assiste à la diffluence d'un de ces Infusoires, on remarque que celle-ci s'effectue d'une façon à peu près égale pour toutes les parties de la couche périphérique du corps et que par conséquent les lignes claires ou pour mieux rendre leur structure les fibres claires sont formées de protoplasma et non d'une matière sécrétée par celui-ci et douée d'une plus grande résistance. Si au contraire après avoir durci ce *Stentor* par l'acide osmique, on y pratique au rasoir une série de coupes transversales, on voit ces lignes claires représentées par des fibres parfaitement rondes, homogènes qui demeurent souvent isolées dans la préparation, tandis que les bandes granuleuses ne se traduisent en coupe par aucune apparence de différenciation et se confondent avec le reste du protoplasma. Ces bandes granuleuses ne sont formées et n'existent en réalité que parce qu'il existe des lignes claires qui coupent le protoplasma granuleux. Et maintenant que doit-on considérer comme des muscles, est-ce la fibre claire ou la fibre granuleuse? Je ferai observer tout d'abord que les arguments donnés en faveur de ces dernières ont une valeur absolument contestable. Le fait que les granulations se rangent en stries transversales pendant la contraction ne prouve pas une différenciation de structure qui n'existerait réellement que si ces granulations offraient toujours la même disposition; chacun sait que les corps suspendus dans un milieu moins dense qu'eux-mêmes présentent souvent des dispositions régulières sous l'action d'un mouvement purement mécanique. La biréfringence invoquée par Engelmann ne prouve qu'une chose, c'est que la substance qui compose l'ectoplasme est un composé de protoplasma puisqu'il a reconnu cette propriété non seulement chez le *Stentor*, mais chez les rhizopodes et même des spermatozoïdes dépourvus de toute striation.

Chez les Vorticellides, la structure est plus nettement différenciée; il n'existe que les fibres claires qui s'épaississent pendant la contraction, donc ce sont bien elles les organes du mouvement et je crois que les fibres claires du Stentor leur sont bien comparables et doivent former un système contractile.

Comment doit-on considérer ces fibrilles contractiles que l'on rencontre chez tous les Infusoires doués de contractilité? Il me semble que l'explication en ressort des propriétés mêmes du protoplasma. J'ai montré que ce corps se composait du hyaloplasma et du paraplasma, que le premier était seul contractile et se trouvait en proportion d'autant plus grande que le corps était plus dense. Or la résistance aux causes de destruction des fibres claires du Stentor et du filament des Vorticelles après la coagulation par un réactif fixateur, l'individualisation de ces fibres, bien supérieure à celle des bandes granuleuses, leur homogénéité même me semblent démontrer suffisamment que leur substance se compose de hyaloplasma fortement condensé et doué par conséquent au plus haut degré de ses propriétés de contractilité. Cette propriété de contractilité se traduit par un raccourcissement longitudinal en raison même de la forme de ces fibres; tout corps étroit et long produit en se contractant plus d'effet dans le sens longitudinal que dans le sens transversal; et je crois que l'on peut considérer les fibres contractiles des Infusoires comme du protoplasma très dense doué de ses propriétés normales et caractéristiques. La différenciation ectoplasmique musculaire ne consisterait donc en somme qu'en une disposition spéciale du hyaloplasma longitudinalement condensé. Que l'on nomme cette substance myophane avec Hæckel ou fibre musculaire, peu importe. Il se peut que l'élément musculaire des animaux se compose de protoplasma semblablement disposé et alors la fibrille contractile de l'Infusoire serait homologable à la fibrille contractile, au faisceau primitif du muscle comme le voulait Kœlliker; mais contentons-nous de dire que la contractilité des Infusoires est due à la condensation et à l'orientation longitudinale du hyaloplasma.

J'ai peu de chose à dire relativement aux trichocystes, car, quelque peine que je me sois donnée, je n'ai jamais pu voir le filament enroulé en spirale décrit par Allmann dans ceux du *Cyrtostomum leucas*. Je me bornerai seulement à comparer l'allongement de ces trichocystes au fait que j'ai relaté en étudiant le *Prorodon niveus*; j'ai fait voir en effet (fig. 5) qu'après le traitement par l'acide osmique la périphérie du corps se trouvait entourée d'une zone de filaments excessivement ténus, beaucoup plus longs que les cils et résultant probablement de l'allongement de ceux-ci. L'opinion de Stein, qui voit dans la décharge des trichocystes un simple allongement de leur substance, se trouverait ainsi confirmée.

Je termine enfin ce qui a trait à la différenciation ectoplasmique par la formation de la cuticule. Quelle signification doit-on donner à cette couche périphérique ?

Cohn, qui a le premier étudié la question (1), l'assimile à une cuticule et constate à tort, et probablement après avoir opéré sur des individus fixés, son insolubilité dans la potasse et l'acide sulfurique. Pour les auteurs qui l'ont suivi, la membrane anhiste et homogène de Cohn est tantôt une membrane de cellule (Stein), tantôt une peau (Claparède), tantôt enfin une vraie cuticule (Kœlliker, Balbiani). Je ne cite que pour mémoire la distinction des couches tégumentaires des Infusoires de Hæckel réfutée en détail par Maupas et qui n'est qu'une conception théorique.

En 1883 Maupas étudie sous le nom de tégument (2) la couche périphérique du corps des Infusoires et arrive à conclure que la cuticule des Infusoires est l'homologue d'une membrane de cellule, seulement il considère comme telle l'ectoplasme des Oxytriches et d'autres Infusoires dont il n'a pu mettre en évidence la cuticule, et confond en somme toutes les couches périphériques du corps sous le nom un peu vague de téguments. Là où il peut mettre en évidence une membrane

(1) *Zeitchrift. f. wiss. Zool.*, Bd. V, 1854.

(2) *Contribut. à l'étude des Infus. ciliés*, p. 576.

anhiste comme chez les Paramæcies, chez le *Cyrtostomum leucas* (*Ophryoglena magna*), il appelle cette membrane tégument et se range à l'opinion de Stein, qui considère l'ectoplasme comme une partie insuffisamment différenciée de l'endoplasme pour en être séparée; la cuticule du *Balantidium elongatum*, de l'*Haptophrya gigantea* sont pour lui un tégument. Là, au contraire, où il ne peut mettre en évidence une membrane anhiste, chez les Oxytriches par exemple (*Stilonychia*, *Euplotes*), l'ectoplasme devient pour lui le tégument.

En somme, il donne ce nom à « toute couche superficielle distincte du corps sarcodique, intimement appliquée à sa surface et vivant de la même vie que lui ». Employé dans le sens de cette définition, le mot correspond à ce que j'ai appelé dans le cours de ce travail la couche périphérique, comprenant l'ectoplasme et la cuticule.

Il importe, je crois, de ne pas confondre ces deux couches. L'ectoplasme est une condensation périphérique du protoplasma, la cuticule en est une sécrétion. Quelle que soit la minceur de l'ectoplasme, il doit exister, puisqu'on aperçoit les contours du corps de l'Infusoire comme formés d'une ligne continue, et sans l'ectoplasme la cuticule n'existerait pas.

Ces deux éléments ne sont pas toujours aussi nettement discernables que chez le *Paramæcium aurelia*. Ainsi le *Prorodon niveus* possède un ectoplasme très épais, très nettement différencié, mais non isolable par les réactifs. Le *Balantidium elongatum*, dont la cuticule est au contraire fort épaisse, isolable par la diffuence de l'individu, a un ectoplasme faiblement différencié, mais qui se traduit pourtant par une ligne claire entourant le corps.

La cuticule peut présenter tous les degrés d'épaisseur et même échapper complètement à nos moyens d'investigation. Chez les Oxytriches, par exemple.

Correspond-elle morphologiquement à une cuticule de cellule, c'est-à-dire à un produit de sécrétion? Maupas le nie en disant que les vraies cuticules sont insolubles dans la potasse et que, de plus, la cuticule se développant avec l'Infusoire,

vivant de la même vie que lui, ne peut être pour cette raison considérée comme telle. Mais tout produit de sécrétion doit-il être forcément chitineux? Et pour ne prendre un exemple que dans la classe d'êtres qui nous occupent, la membrane du kyste de division qui se dissout si facilement dans la potasse, n'est-elle pas manifestement un produit de sécrétion? La cuticule des vers intestinaux qui, elle, est manifestement chitineuse et beaucoup plus dense que celle des kystes de conservation, vit bien et se développe avec les vers qu'elle recouvre, et pourtant tout le monde est d'accord pour lui conserver son nom.

Je crois donc que l'on doit considérer dans la couche périphérique du corps des Ciliés deux éléments : un ectoplasme résultant d'une condensation et une cuticule résultant d'une excrétion, cette dernière pouvant manquer ou échapper à nos moyens d'investigation.

L'ectoplasme représentant la couche corticale de la cellule, la couche anhiste qui le recouvre en représente morphologiquement la cuticule. Existe-t-il des Ciliés chez lesquels il manque réellement toute espèce de couche périphérique différenciée ou sécrétée? Maupas en cite deux, le *Gonostomum pediculiforme* et l'*Actinotricha saltans* (1), qui appartiennent à la famille des Oxytrichides, et chez lesquels il n'a pu discerner aucune trace de tégument par les moyens optiques ou par les réactifs, mais est-ce à dire pour cela que l'ectoplasme n'existe pas? On sait très bien que quand une membrane atteint un certain degré de minceur, elle ne laisse plus voir en coupe optique qu'une simple ligne et non un double contour; par conséquent, lorsqu'elle est intimement appliquée à la surface du corps dont elle fait partie, elle se confond avec les propres contours de celui-ci. Je crois donc qu'en réalité il existe chez ces deux espèces un ectoplasme excessivement mince et qu'il n'y a pas, à proprement parler, d'Infusoire dépourvu de couche périphérique ectoplasmique.

(1) *Contrib. à l'ét. des Inf. ciliés*, p. 544, 551, 575.

RÉSUMÉ DU CHAPITRE I

Le protoplasma des Infusoires ciliés se compose de deux éléments intimement unis : un élément solide réticulé, le hyaloplasma ; un élément liquide, le paraplasma.

Ces deux éléments sont doués de propriétés osmotiques au plus haut degré, mais ne sont pas miscibles à l'eau pendant la vie.

Le hyaloplasma est l'élément figuré du protoplasma, qui est d'autant plus dense qu'il en contient davantage. Il est doué de contractilité et se présente sous la forme d'une substance réticulée dense et transparente. Cette substance est susceptible de se souder à elle-même ; c'est dans sa masse que se fait la nutrition proprement dite et dans sa masse que se déposent les corps de réserve ou d'excrétion. Le hyaloplasma est éminemment coagulable par les acides, la chaleur, etc. Soluble dans la potasse à l'état frais, il ne se laisse plus attaquer par elle après la coagulation.

Le paraplasma correspond au sarcode de Dujardin, tel que ce savant l'a étudié par transsudation à travers la cuticule des Paramécies. Ses propriétés chimiques sont les mêmes que celles du hyaloplasma, mais il est dépourvu de contractilité.

Le corps de tout Infusoire cilié se compose d'un réticulum de hyaloplasma, limité par une couche plus ou moins épaisse et plus ou moins condensée de même substance. Cette couche constitue l'ectoplasme.

Le réticulum de l'endoplasme est plus ou moins lâche, parfois pourtant ses mailles sont très serrées et alors l'endoplasme est dense, sans cyclose.

Chez les espèces à endoplasme lâchement réticulé, le hyaloplasma et le paraplasma peuvent être animés de mouvements lents (cyclose).

Le réticulum endoplasmique présente parfois une prédisposition à constituer un tube digestif sans parois propres de la bouche à l'anus. La différenciation la plus nette de cet organe

se rencontre chez le *Didinium nasutum* et le *Monodinium Baliani*.

Les modifications physiologiques et morphologiques de l'ectoplasme sont nombreuses et importantes.

Le système vasculaire contractile a son siège exclusif dans la couche la plus interne de l'ectoplasme. Il peut être localisé en un point du corps sous forme d'une simple vésicule avec ou sans couche périphérique différenciée, ou bien se présenter comme un réseau complet entourant le corps de l'Infusoire. La vésicule contractile est le réservoir des liquides chassés de la périphérie du corps par la couche contractile sous-ectoplasmique. Elle s'ouvre au dehors par un ou plusieurs pores qui, chez les espèces à ectoplasme épais, demeurent toujours ouverts et ne sont fermés que par une lame de hyaloplasma contractile.

Le hyaloplasma peut se différencier pour donner naissance aux fibres contractiles des Vorticelles, des Stentors et autres Infusoires contractiles. Il semble y avoir une relation entre la différenciation musculaire et la différenciation de la couche à trichocystes. L'une semblant exclure l'autre.

L'ectoplasme correspondant à la couche corticale peut enfin donner naissance à une couche de sécrétion dont la présence est plus ou moins constante et qui peut être considérée comme l'homologue d'une cuticule.

2. La vie latente. — Enkystement.

L'histoire de l'enkystement comprend trois périodes. Dans la première, celle des observateurs antérieurs à Stein, le phénomène passe inaperçu, est pris pour une mue, pour une formation spontanée de germes destinés à éclore (Hétérogénistes), ou plus rarement enfin reçoit sa véritable signification; dans la seconde, celle de Stein et de son école, il est interprété comme une phase transitoire des métamorphoses que l'on croyait découvrir alors chez les Infusoires; dans la troisième, enfin, qui est la période actuelle, l'on voit les théories de

Stein s'évanouir devant les observations de Claparède et Lachmann, de M. Balbiani et de ceux qui ont suivi leurs traces, et l'enkystement considéré comme une simple préparation à une période plus ou moins longue de vie latente dans l'air ou dans l'eau.

L'observation la plus ancienne sur l'enkystement est due à de Saussure, qui a observé de la façon la plus nette la division du *Colpoda cucullus* dans son kyste. Elle date de 1769 et se trouve consignée dans une lettre écrite par cet auteur à Bonnet, qui en a fait part à Spallanzani (1). Du reste, ce dernier auteur lui-même semble avoir vu l'enkystement normal des Infusoires et l'avoir appliqué à la théorie de Bonnet sur l'emboîtement des germes.

O. F. Müller (2) observe également l'enkystement du Colpode et le prend pour une sorte de mue. En parcourant cependant l'ouvrage entier et les planches du vieil auteur danois, l'on arrive à se convaincre qu'il a souvent observé des kystes, mais sans y attacher d'importance ou bien en en faisant des espèces distinctes d'Infusoires. C'est ainsi que page 25, pl. IV, fig. 6, il représente l'*Enchylis obovata* et dit: « *Motus in festinatione vel ad dextram, vel ad sinistram vel in præceps volvendo et tum interanea in indistinguibili motu strieque in margine visibilis custo vero processu nullæ striæ distinguuntur.* »

« *Ciliis cingi, hisque marginem pellucidum quandoquidem striatum deberi, suspicior, nondum tamen vidi.* »

Il nous serait facile de multiplier encore des citations prouvant que Müller a vu l'enkystement, mais le peu d'importance qu'il y a attachée donne à cette question un intérêt purement historique, et nous avons hâte d'arriver au premier auteur qui l'ait véritablement étudié : Luigi Guanzati, 1796. Son observation, citée presque entièrement par Claparède et Lachmann (3), ne laisse aucun doute dans l'esprit du lecteur.

(1) Spallanzani, *Opusc. de physique anim. et végét.*, trad. franç. de 1787, t. I, ch. IX, p. 4.

(2) *Animalcula Inf.*, 1786.

(3) *Études*, p. 213.

Il a déterminé expérimentalement la formation du kyste chez l'*Amphileptus moniliger*, a assisté à la sortie de celui-ci de l'enveloppe qu'il avait sécrétée et a donné au phénomène sa vraie signification.

De Luigi Guanzati à Stein, ce côté de la vie des Infusoires a été presque complètement négligé.

Ehrenberg (1) l'interprète comme une mue, suivant en cela les idées de Müller; Dujardin (2) reste muet sur ce point, et en somme, comme on le voit, la première période de l'enkystement offre assez peu d'intérêt.

Pour clore cette période de l'histoire de l'enkystement, nous devons citer cependant les observations de Pineau (3) dans lesquelles le fantaisiste observateur, rapprochant les formes qu'il trouvait dans la même infusion et leur prêtant dans son imagination de nombreux liens de parenté, imagina tout un système de génération spontanée. Des amas de granulations arrondies apparaissent d'abord, qui se transforment en Acinètes, lesquelles se transforment en Vorticelles. Stein a réfuté ces observations.

Nous arrivons maintenant aux premiers travaux de Stein dans lesquels il expose et développe sa fameuse théorie des métamorphoses successives des Vorticelles en Acinètes et *vice versa*. En 1849 d'abord (4), puis en 1851 (5), et enfin dans son grand ouvrage de 1854 (6), il considère l'enkystement comme une phase transitoire et nécessaire de ces métamorphoses.

Cette théorie a été trop bien combattue par M. Balbiani et Claparède et Lachmann pour que nous nous y étendions longuement ici. Je me bornerai donc à dire que, d'une façon générale Stein, fait dériver une espèce particulière d'Acinétiens

(1) *Infusionsth.*, 1838.

(2) *Inf.*, 1841.

(3) *Ann. des sc. nat.*, 1845, p. 182, pl. IV.

(4) *Untersuch. über die Entwicklung der Infusorien* (Wiegman's Archiv, p. 147).

(5) *Neue Beiträge zur Kenntniss der Entw.* (Zeitschr. f. Wiss. Zool., Bd VIII, p. 475-507, Taf. XVIII).

(6) *Infusionsthier und ihre entwicklungsgeschichte.*

d'une espèce particulière de Vorticellide. La Vorticelle s'enkyste, donne naissance ensuite à une jeune Acinète qui nage, puis se fixe et finalement se transforme de nouveau en Vorticelle.

L'historique de l'enkystement ne pouvant comporter celui du développement des Infusoires, je renvoie aux travaux de Stein et à leur réfutation par Claparède et Lachmann (1). A la suite des travaux de ses contradicteurs, Stein avait du reste complètement abandonné sa théorie et avait cessé de la défendre. Si nous faisons abstraction cependant de l'idée dominante des premiers travaux de Stein, nous y trouvons de nombreuses et intéressantes observations sur l'enkystement qu'il est le premier à avoir étudié d'une façon aussi complète. Ses recherches ont montré que ce phénomène était sinon constant, du moins très commun chez les Vorticellidæ, et il les a étendues à d'autres familles d'Infusoires. C'est ainsi qu'il a admirablement suivi l'enkystement du *Colpoda cucullus* et sa multiplication (2), du *Chilodon cucullus* (3), de la *Nassula ornata* (4) et enfin du *Glaucoma scintillans* (5).

La théorie de Stein était si séduisante, elle était présentée avec tant de précision, de science et de bonne foi par son auteur qu'elle entraîna à sa suite un certain nombre de partisans. Ainsi en 1853, Jules Haime (6) publia un travail dans lequel il prétendit avoir observé la transformation de l'*Oxytricha pellionella* Ehr. en *Trichoda (aspidisca) lynceus*. L'*Oxytricha* en question serait la forme larvaire de l'*Aspidisca*, elle formerait un kyste qui se diviserait : l'une de ses moitiés serait un résidu, une matière exuviale, l'autre donnerait naissance à une *Aspidisca*, qui sortirait après son entier développement. Ici encore nous sommes contraints de reconnaître avec Clapa-

(1) *Etudes*, p. 86 et *passim*.

(2) *Infusionsth.*, pl. III, fig. 1-31.

(3) *Ibid.*, fig. 51-69.

(4) *Ibid.*, pl. VI, fig. 42-44.

(5) *Ibid.*, fig. 45-53.

(6) *Observations sur les métamorph. et sur l'organisation de la Trichoda lynceus* (*Ann. des sc. nat.*, 1853, p. 109-134, pl. VI).

rède et Lachmann que des déductions trop précipitées tirées du voisinage et de la cohabitation d'espèces différentes ont pu seules conduire à de telles erreurs.

L'impulsion donnée par Stein engage les observateurs à étudier de plus près le phénomène de l'enkystement. En 1853, Cohn (1) l'observe chez le *Prorodon teres*, l'*Holophria ovum*, le *Trachelius ovum*, le *Trachelocerca olor*, et le *Chilodon uncinatus*. L'année suivante dans le même recueil (2), il signale l'enkystement de l'*Amphileptus fasciola*. La même année, Auerbach (3) représente des kystes de l'*Oxytricha pellionella*.

Nous arrivons enfin au travail de Cienkowsky (4) qui présente un intérêt tout particulier, car il est, je crois, le premier qui fasse ressortir le fait que l'enkystement n'est pas commun à tous les Infusoires. Après avoir signalé un certain nombre de formes dans lesquelles il existe normalement, il cite plusieurs espèces chez lesquelles il a observé la formation en boule sans production de kyste : *Styl. mytilus*, *Amphileptus anas*, *Par. chrysalis*, *Spirostomum ambiguum*, *Stentor polymorphus*, *St. Mülleri*, *Par. Aurelia*, *Loxodes bursaria*. Toutes ces formes ne sont pas réellement dépourvues de la propriété de former des kystes, et il aurait pu choisir de meilleurs exemples ; mais enfin il n'en est pas moins vrai que Cienkowsky reconnaît l'inconstance du phénomène chez les Ciliés. Nous verrons plus loin qu'il n'en est pas de même de Claparède et Lachmann.

Dans cette même année 1859, ces deux auteurs présentèrent en effet à l'Académie des sciences de Paris un mémoire qui fut couronné et qu'ils publièrent dans la suite avec des notes dans les Mémoires de l'Institut national genevois en 1859-60 comme complément de leurs belles études commencées anté-

(1) *Beiträge zur Entwick. gesch. den Inf.* (Zeitschfr. Wiss. Zool., p. 253, pl. XIII).

(2) *Zeitschr. f. Wiss. Zool.*, Bd V, 1854.

(3) *Ibid.*, Bd V, 1854, p. 430, t. XXII B.

(4) *Ibid.*, 1855, p. 304-306, Taf. X et XI.

rieurement dans le même recueil. Dans ce mémoire ils consacrent (1) un chapitre à l'enkystement des Infusoires et terminent ainsi : « En somme il n'y a guère de doute que ce ne soit là un phénomène général et que tout Infusoire ne soit, dans de certaines circonstances données, susceptible de s'enfermer dans un kyste. » Cette erreur a prévalu jusqu'ici dans la science, et l'on s'est accoutumé à considérer l'enkystement comme une phase de repos, un phénomène accessoire commun à tous les Infusoires.

Nous sommes redevables à Claparède et à Lachmann de recherches très intéressantes sur le sujet qui nous occupe ; c'est à eux que nous devons l'histoire si intéressante de l'enkystement de l'*Amphileptus meleagris* sur l'*Epistylis plicatilis*, enkystement que M. Balbiani appelle si justement un enkystement de digestion.

A dater de cette époque les travaux sur les Infusoires se multipliant, nous trouvons presque partout, figurés, des kystes à côté des formes actives. Ainsi, en 1859, Stein figure les kystes de l'*Euplotes charon*, des *Stylonichia mytilus* et *histrion*, des *Oxytricha mystacea* et *fallax*, de l'*Urostyla grandis* pour les Hypotriches. En 1861, dans son beau travail sur la génération sexuelle des Infusoires, M. Balbiani figure le kyste du *Stylonichia mytilus* et reconnaît que dans cet état le noyau ne subit aucune modification. Il serait inutile d'énumérer tous les auteurs qui ont constaté l'enkystement, d'autant plus que leurs observations ont porté presque toujours sur les mêmes espèces. Mais l'enkystement n'est pas toujours une phase de repos et s'accompagne parfois de phénomènes de division et à ce titre nous devons citer, tout d'abord la multiplication réitérée et innombrable dans son kyste de l'*Ictyophytirius multifiliis* découvert par M. Fouquet (2) sur les truites du Collège de France. Geza Entz qui en 1882, (3) signale la division dans

(1) Clap. et Lach., *Études*, p. 157, pl. VIII, 1859.

(2) *Arch. de zool. exp.*, 1876.

(3) *Beit. zur Kenntniss der Infusorien* (*Zeitschr. f. Wiss. Zool.*, Bd XXXVIII, 1882).

un kyste de l'*Actinobolus radians*, en 1884 (1) reconnaît également cette division chez le *Trachelocerca phenicopterus* et répète les intéressantes observations de Claparède et Lachmann sur l'*Amphileptus Claparedi*, parasite d'une Vorticellide marine, le *Zoothamniun mucedo*.

La même année, Gruber (2) a observé un fait également très intéressant. C'est la fixation d'une espèce libre et nomade, le *Laginus sulcatus*, sur un Copépode marin pour la formation de son kyste de division. Ce fait peut être rapproché d'une observation analogue faite sur l'*Anoplophrya circulans*, endo-parasite de l'Aselle aquatique (3), par M. Balbiani, qui a constaté également que les individus issus du corps de leur hôte allaient se fixer aux corps étrangers pour s'y enkyster.

Tel est le résumé rapide de nos connaissances actuelles sur le phénomène. Étudié toujours accessoirement, il n'a jamais été envisagé d'une façon spéciale et il m'a semblé intéressant d'examiner quelques points encore obscurs de son histoire.

Quelles sont les circonstances qui provoquent l'enkystement? Jusqu'ici l'on a toujours considéré la formation du kyste comme due à l'évaporation de l'eau dans laquelle vivaient les Infusoires, et cette croyance provient de ce fait que certaines espèces, abandonnées dans une goutte d'eau sur une lame de verre, produisent aussitôt des kystes de protection qui les mettent à l'abri de la dessiccation; mais est-ce à dire pour cela que cette dessiccation soit la cause de l'enkystement et que ce soit elle seule qui doive être considérée comme cause déterminante? je ne le pense pas.

Il y a des espèces de Ciliés, assez peu nombreuses du reste, qui jouissent au plus haut degré de la faculté de s'enkyster;

(1) *Ueber Inf. des Golfes von Neapel Mitt. aus den Zool. station zu Neapel*, V Bd.

(2) *Die Protozoen de Hafens von Genua (Nova acta der Ksl. Leop. Carol. D. Akad.)*

(3) *Sur un Infusoire cilié parasite du sang de l'Aselle aquatique (Recueil zool. suisse, t. II, 1885, p. 277).*

nous devons citer parmi elles l'*Amphileptus* qui a fait l'objet des recherches de Guanzati et dont nous avons parlé plus haut, l'*Ophryoglena flava* que j'ai étudié d'une façon détaillée dans la partie spéciale de ce travail. Ces formes s'enkystent sous les yeux mêmes de l'observateur et dès que survient la moindre modification du milieu qui les baigne. On peut conclure en effet dans ce cas que l'évaporation de l'eau est pour quelque chose dans le phénomène ; mais prenons au contraire une autre espèce réputée pourtant pour sa facilité d'enkystement, le *Colpoda cucullus*, et voyons de quelle manière elle se comporte dans les différentes phases de sa vie.

Si l'on prend une goutte d'eau ou de macération contenant des Colpodes, qu'on la dépose à l'air libre dans un lieu tranquille et qu'on l'abandonne ainsi à une lente évaporation, voici ce que l'on observe. Dès le début, quelques individus se mettent en boule, sécrètent un kyste mince et commencent à se diviser, les autres nagent comme d'habitude dans le liquide. L'évaporation se produisant peu à peu, celui-ci ne tarde pas à être sursaturé de sels de chaux qui se déposent vers les bords de la goutte d'eau, les Colpodes continuent pourtant à nager, et la formation des kystes, si l'on en observe, n'est qu'un fait isolé et accidentel. Enfin, au bout d'un certain temps, la goutte d'eau réduite à son minimum de volume ne forme plus au centre de la place qu'elle occupait auparavant qu'une petite nappe liquide excessivement mince dans laquelle se sont réfugiés presque tous les individus de la préparation, ces individus continuent à nager en tournoyant jusqu'à ce que l'évaporation les fixant sur place les immobilise d'abord et les tue enfin en les desséchant. Aucun d'eux ne s'est enkysté.

Faisons maintenant une expérience contradictoire. Mettons une goutte de liquide contenant des Colpodes dans une chambre humide et, par conséquent, dans un milieu qui s'oppose absolument à l'évaporation. Nous voyons tout d'abord se produire le même phénomène que dans l'expérience précédente, c'est-à-dire la formation de kystes de division ; mais, si poussant plus loin l'observation, nous continuons à examiner la préparation,

nous voyons dès le lendemain quelques kystes bien conformés, vrais kystes de conservation se montrer çà, et là ; le nombre de ces kystes augmente d'heure en heure et au bout de quelques jours, sans que la goutte d'eau ait subi la moindre diminution de volume, presque tous les individus qui y nageaient librement gisent renfermés dans des kystes à double enveloppe. Ajoutons de l'eau à la préparation et laissons-la sous la chambre humide, la plus grande partie des kystes demeurera immobile.

Et, ce qui se passe dans la chambre humide ou sous le microscope est exactement la répétition des phénomènes qui se produisent journellement sous nos yeux dans nos macérations de foin. Lorsque l'on fait une macération dans de bonnes conditions, c'est-à-dire lorsque la quantité de matières organiques n'est pas trop abondante pour provoquer une violente putréfaction, l'on voit apparaître presque immédiatement, parfois même au bout d'une heure ou deux, des Colpodes de grande taille qui viennent se réunir à la surface du liquide et principalement vers les bords du vase où l'on peut les recueillir avec une pipette. Ces Colpodes sont évidemment des individus issus directement des kystes desséchés qui étaient restés attachés au foin. Tantôt ils se mettent à se diviser rapidement et donnent alors une population nombreuse et active ; mais il arrive aussi, bien souvent, que les individus nouvellement éclos disparaissent le lendemain même de leur apparition et que la culture demeure absolument vierge de Colpodes ou n'en présente çà et là que des kystes ; et pourtant le niveau du liquide est resté le même, l'évaporation ne peut ici être mise en cause.

J'ai répété les mêmes expériences sur un grand nombre d'autres espèces de Ciliés et suis toujours arrivé au même résultat. La *Vorticella nebulifera*, le *Stylonichia pustulata*, l'*Oxytricha fallax*, qui s'enkystent avec autant de facilité que le Colpode, se dessèchent sur une lame de verre abandonnée à l'air libre et forment au contraire des kystes dans la chambre humide et dans les cultures.

Lorsque l'on cherche l'explication des faits que je viens d'exposer, la première pensée qui vient à l'esprit est celle-ci : les Infusoires ont besoin d'un certain temps pour se préparer à la formation des kystes, l'évaporation de la goutte d'eau est trop rapide. Mais je crois que cette manière de voir ne peut suffire à tout expliquer. Dans la seconde expérience en effet, celle où la goutte d'eau est à l'abri de l'évaporation, rien ne peut faire pressentir à ses habitants une prochaine évaporation ; j'ai pu m'assurer que le volume en restait rigoureusement le même dans de bonnes conditions d'aération et d'humidité et nous devons chercher ailleurs la cause déterminante de l'enkystement.

Pour cela examinons quelles sont les causes qui peuvent agir indépendamment de l'évaporation. En premier lieu se trouve la question de nourriture de l'organisme. Il se peut que dans la goutte conservée en chambre humide, les bactéries cessant de se multiplier rapidement soient bientôt absorbées par les Colpodes et autres Infusoires et que ceux-ci, se trouvant dans un milieu trop pauvre pour croître et pour se diviser, s'enkystent naturellement. Cette explication peut avoir sa raison d'être dans ce cas, et je crois que le manque d'aliments est une cause déterminante de l'enkystement ; mais comment expliquer alors l'enkystement dans une culture riche en bactéries ? Force nous est ici de rattacher le fait à la même cause qui détermine la disparition de telle espèce au profit de telle ou telle autre dans une même culture et d'attribuer l'enkystement à une modification du milieu par les bactéries de la putréfaction.

J'ai voulu voir si la plus ou moins grande quantité d'air pur, d'oxygène avait une influence sur l'enkystement. Ayant renfermé dans une cellule hermétiquement close des Colpodes et des bactéries, les Infusoires sont morts en présentant tous les caractères de l'asphyxie, c'est-à-dire mouvements désordonnés, puis ralentissement progressif et exagération du volume de la vésicule contractile. En laissant cependant une bulle d'air dans la préparation, j'ai pu faire vivre les individus

un peu plus longtemps et obtenir la formation de kystes autour de la bulle au bout d'un jour ou deux.

Il résulte de ce qui précède que la formation du kyste peut s'effectuer dans les milieux quelconques non soumis à l'évaporation et dépend de causes multiples, mais qui toutes peuvent produire le même effet, à savoir : modification physique ou chimique du milieu entraînant des conditions défavorables à la vie de l'être.

La formation de la membrane du kyste a été observée depuis fort longtemps et décrite d'une façon très exacte. L'Infusoire qui veut s'enkyster se met en boule, se ramoncele, pour employer l'expression de de Saussure, puis commence à tourner sur lui-même tantôt dans un sens, tantôt dans l'autre, en sécrétant une matière incolore et transparente qui se durcit rapidement et dans l'intérieur de laquelle il continue à tourner. Ici se pose une question : la sécrétion a-t-elle lieu de dehors en dedans ou de dedans en dehors, les couches successives qui composent le kyste viennent-elles se déposer à l'intérieur ou à l'extérieur de la couche précédemment déposée ? Pour y répondre, il suffit d'examiner la formation d'un kyste de Colpode, de Nassula ou d'Oxytriche, dans lesquels il se produit toujours deux membranes d'aspect différent. Au moment où commence la sécrétion, il se produit d'abord une couche parfaitement mince et uniforme, dont l'épaisseur croît à vue d'œil. Peu à peu cependant les mouvements de l'infusoire diminuent de rapidité et apparaît alors un fin réseau à la surface du kyste lisse, réseau qui va en s'épaississant de plus en plus jusqu'au moment où il forme sur la première enveloppe une véritable membrane plus ou moins plissée et chiffonnée. D'autres fois, au lieu d'une membrane, il se forme des pointes ; mais il y a lieu, dans ce cas, de distinguer les pointes surajoutées de celles qui font partie de la première membrane, ainsi que je le montrerai en parlant des différentes formes de kystes. Enfin, en dernier lieu, apparaît presque toujours au-dessus de la membrane plissée une troisième

couche transparente, irrégulière, grenue et gélatineuse, qui fixe le kyste contre les corps étrangers et retient les particules étrangères qui viennent y adhérer. Nous voyons ainsi que la production sécrétée par l'Infusoire se solidifie et se dépose de dedans en dehors, et que la matière sécrétée traverse, à l'état liquide, les premières couches formées pour aller se solidifier à l'extérieur. La première membrane d'enveloppe doit sa régularité de forme et de constitution au fait qu'elle se trouve immédiatement en contact avec l'Infusoire, qui en constitue pour ainsi dire le moule, et qui, par sa rotation perpétuelle sur place, décrit une figure parfaitement régulière que prend le kyste en se formant.

Les membranes des kystes sont d'habitude incolores et transparentes; quelquefois, cependant, elles peuvent présenter une teinte jaune paille assez prononcée, ou passer même au brun comme certains kystes de *Nassula ornata*, et comme ceux du *Didinium nasutum*, ainsi que l'a observé M. Balbiani.

La forme générale varie peu; elle est le plus souvent ronde ou ovoïde, quelquefois allongée et en massue (kyste du *Lagynus sulcatus*). Parfois il se produit aussi de véritables anomalies de forme, et le kyste présente l'aspect d'un triangle, comme je l'ai observé chez le Colpode aux derniers stades de l'enkystement, chez de très petits individus (fig. 63).

Avant de passer à l'étude de la membrane du kyste envisagée au point de vue de sa constitution intime, il importe de distinguer tout d'abord les différents genres de kyste. Nous avons d'abord le kyste de conservation: c'est celui que nous avons principalement en vue dans ce chapitre, et que nous désignons tout simplement sous le nom de kyste. Puis le kyste de division, absolument différent du premier, quant à sa nature, sa composition et son but. On pourrait ajouter, enfin, un troisième genre de kystes, les kystes de digestion de M. Balbiani, observés chez les Amphileptes par Claparède et Lachmann, puis par Geza Entz.

Le kyste de division peut être considéré comme un épiphé-

nomène ajouté à la division transversale de l'Infusoire; il se produit le plus souvent chez les espèces qui se divisent en plus de deux parties avant de reprendre la vie active, mais il peut aussi se montrer chez celles qui se divisent simplement en deux, comme nous l'avons vu en étudiant le *Prorodon niveus* et l'*Ophryoglena flava*. Lorsque nous étudierons la composition chimique de la membrane, nous verrons de quelle nature est celle du kyste de division. Quant au kyste de digestion, je n'ai jamais eu l'occasion de l'observer, et ne sais par conséquent à quel genre je dois le rattacher par sa composition chimique.

Nous avons vu que la première membrane qui se formait à la surface de l'individu enkysté était le plus souvent lisse et sans structure. Certains kystes ne présentent pas d'autres modifications et ne possèdent que leur seule membrane primitive. La plupart des Ciliés péritriches sécrètent ainsi des kystes lisses et simples. La *Vorticella nebulifera* en est un exemple, son kyste demeure attaché à son pédicule, qui perd alors toute contractilité. Au pôle opposé, c'est-à-dire à celui qui se trouve en face de la bouche, se trouve un petit ombilic, une sorte de renflement qui permet d'orienter le kyste et de lui assigner deux pôles bien distincts. En général, les Infusoires fixés qui sécrètent un kyste sans mouvements de rotation autour d'un axe constant forment des kystes plus ou moins ovoïdes, mais les Péritriches libres, les *Didinium*, *Monodinium*, *Halteria*, forment des kystes parfaitement sphériques et sans accidents de surface.

Cette première membrane n'est pas toujours absolument homogène. Chez le *Prorodon niveus*, par exemple (fig. 40), où elle constitue seule le revêtement du kyste, sa surface est comme chagrinée et couverte de petites granulations allongées, irrégulièrement disséminées. Chez la *Nassula ornata* (fig. 54), elle peut se trouver constituant seule le kyste ou être recouverte de membranes secondaires. Dans les deux cas, sa composition reste la même, et elle présente en coupe optique (fig. 55) des stries radiales très serrées qui m'ont semblé dues

à des condensations régulières de la masse à cet endroit plutôt qu'à des canalicules ou à des pores. Vue de face, au contraire, elle présente des rangées longitudinales de stries qui ne sont que de simples modifications de surface. J'ai observé, enfin, plusieurs fois, mais sans pouvoir déterminer à quels individus ils appartenaient, des kystes à parois simples, de 0,070 de diamètre (fig. 60), dont la membrane présentait des séries de petites aspérités très régulières et d'aspect fort élégant, aspérités qui étaient dues, non pas à un dépôt inégal d'épaisseur, mais à un véritable gaufrage de la membrane, ainsi qu'on pouvait s'en assurer en examinant sa coupe optique (fig. 61 et 62). Ces kystes indéterminés étaient assez fréquents dans une culture d'eau de la mare du Muséum, mais il m'a toujours été impossible d'en provoquer la réviviscence. Je pense qu'ils appartiennent à une Oxytrichide et peut-être à une *Gastrostyla*.

La seconde membrane du kyste, que j'appellerai membrane secondaire, est celle qui forme ces plis et ces ondulations sur les kystes de Colpodes et d'Oxytrichides; c'est l'aspect qu'elle présente le plus ordinairement. Elle manque, comme nous l'avons vu, chez les Péritriches, chez certains Holotriches, mais se trouve toujours chez les Hypotriches, aux kystes desquels elle communique un facies absolument particulier. Chez la *Nassula ornata*, elle peut exister dans les cas où les kystes se sont formés dans de bonnes conditions, et alors elle revêt un aspect des plus élégants, présentant de petites dépressions polygonales assez régulières qui donnent au kyste l'apparence d'un corps taillé à facettes. Nous verrons, en étudiant la composition chimique et les propriétés dialytiques de la membrane du kyste en général, que cette membrane secondaire jouit de propriétés particulières.

Il nous reste enfin à examiner la dernière couche de revêtement du kyste, la couche glutineuse ou de fixation.

Cette couche représente la dernière sécrétion de l'Infusoire et diffère complètement des deux premières. Je crois qu'elle existe sur tous les kystes, car tous ont plus ou moins la pro-

priété d'adhérer aux corps étrangers qui les supportent; mais son développement varie beaucoup. Chez les Vorticellides, elle est à peu près nulle. Le kyste paraît lisse et uniforme au dehors. Il en est de même des kystes d'un grand nombre d'Holotriches; mais, chez la *Nassula ornata*, elle atteint une épaisseur qui dépasse du double celle de toutes les autres enveloppes, et apparaît sous la forme d'une couche transparente, légèrement granuleuse, très glutineuse, à laquelle adhèrent des diatomées et des grains de sable. Chez l'*Halteria grandinella*, sa disposition est plus curieuse encore (fig. 59), et affecte la forme d'une étoile à cinq ou six rayons qui attachent le kyste au porte-objet.

La plupart des auteurs s'accordent à dire que la membrane des kystes se compose de chitine pure, et M. Balbiani (1) a vu qu'elle ne se dissolvait pas dans la potasse. Kölliker dit pourtant avoir vu la membrane du kyste disparaître dans la potasse à 20 ou 30 pour 100. Ces divergences d'opinion sont basées sur de bonnes observations, et tiennent, selon moi, à ce fait que les auteurs qui ont reconnu l'indissolubilité de la membrane ont opéré sur des kystes de conservation, tandis que les autres auront traité par le même réactif des kystes de division.

J'ai soumis à l'action de la potasse, à 30 pour 100, des kystes de Colpodes, d'Oxytrichides, de *Nassula ornata*, de Prorodon et de Vorticelles, en opérant de la façon suivante :

Je faisais passer d'abord un courant de potasse à 30 pour 100 pendant cinq ou dix minutes sur les kystes placés entre une lame et une lamelle, et je pouvais m'assurer que la solution pénétrait immédiatement le kyste tout entier, grâce aux profondes modifications qu'elle faisait subir à son contenu. Je lavais ensuite à un courant d'eau pendant dix minutes, de façon à porter l'action de la potasse à son maximum, puis je notais les modifications survenues.

La membrane du kyste de division se dissout assez rapide-

(1) *Leçons sur les Protozoaires* (Journal de micr., 1881).

ment dans ces conditions, chose qui n'a rien d'étonnant, puisque nous avons vu dans notre étude du *Prorodon niveus* que cette membrane glutineuse se dissolvait dans l'eau même de la préparation.

La couche glutineuse externe ou couche de fixation disparaît aussi et doit être assimilée quant à sa composition chimique à la membrane des kystes de division.

Mais il n'en est pas de même des membranes primaires et secondaires des kystes de conservation. Tout au plus après un traitement aussi énergique se gonflent-elles légèrement, mais toujours on aperçoit très nettement leurs doubles contours et les plissements que forme la seconde sur la première. Même après un contact prolongé de plusieurs jours dans la chambre humide avec une solution faible de potasse, ces membranes demeurent intactes, alors que le contenu du kyste se macère et devient de plus en plus transparent.

La résistance aux acides forts est également considérable. J'ai soumis à l'action de l'acide sulfurique concentré des kystes de conservation de Colpodes et de Vorticelles pendant des heures sans y constater autre chose qu'une légère augmentation de volume et une diminution de visibilité; mais un simple lavage à l'eau distillée ramenait ensuite les membranes à leur état normal sans aucune altération visible.

La réaction de la cellulose ne m'a jamais démontré la présence de ce corps dans aucune des membranes du kyste, et jamais je n'ai obtenu de coloration violette par l'iode après le traitement par l'acide sulfurique.

Nous pouvons par conséquent admettre que les membranes des kystes de conservation se composent de chitine pure et très nettement caractérisée.

Il nous reste maintenant à examiner quelles sont les propriétés de la membrane du kyste quant aux phénomènes d'échanges avec le milieu ambiant, en d'autres termes quel rôle joue cette membrane dans la vie de l'individu qu'elle recouvre et qu'elle protège.

Dans une note sur les propriétés dialytiques de la mem

brane du kyste des Infusoires publiée dans les Comptes rendus de l'Institut en 1885, j'avais déjà signalé quelques faits qui prouvaient que, loin d'être absolument imperméable, la membrane présentait au contraire à certains corps un passage très facile, tandis qu'elle s'opposait absolument à la pénétration d'autres substances en dissolution dans le même véhicule. J'attribuais notamment la conservation des kystes dans l'eau salée concentrée à la propriété qu'aurait la membrane de laisser passer le liquide dissolvant tout en retenant les sels qui y seraient contenus en dissolution.

La réaction la plus simple pour prouver ces propriétés électives consiste à soumettre un kyste vivant à l'action du picrocarmin. Nous connaissons la composition de ce réactif, nous savons qu'il est formé de deux corps également en dissolution : l'acide picrique très soluble dans l'eau et le carmin qui y est dissous à la faveur d'une trace d'ammoniaque. On admet même que c'est une véritable combinaison et non un mélange, qu'il s'est formé un picro-carminate d'ammoniaque. Cependant, quelle que soit l'intimité du mélange, la membrane du kyste ne laisse passer qu'un des corps, l'acide picrique (fig. 52), qui vient colorer tout le protoplasma en un jaune pur très éclatant, tandis que le carmin séparé de l'acide se précipite autour du kyste sous forme d'une auréole rosée. Dans les kystes à une seule membrane le phénomène se passe ainsi ; mais dans ceux où existent les deux couches primaire et secondaire il se complique de quelques faits intéressants. Nous voyons en effet le dépôt de carmin s'effectuer, non plus au dehors de la membrane secondaire, mais bien au point de contact des deux membranes, prouvant ainsi que la plus interne seule, d'une structure plus homogène et plus serrée, s'oppose au passage du carmin. La réaction est surtout démonstrative sur les kystes d'Oxytriches :

Le vert de méthyle acétique qui nous paraît composé d'une couleur absolument pure se comporte au contact des kystes comme s'il était composé de deux corps différents, dont l'un passe rapidement pour aller (fig. 53) colorer le noyau en bleu

verdâtre, l'autre est arrêté par la membrane à laquelle il communique une coloration violette si intense parfois qu'elle masque complètement les réactions internes.

En mélangeant différentes couleurs d'aniline dans une même dissolution, on en voit qui passent aisément à travers les membranes et d'autres qui sont arrêtées complètement, de sorte qu'un kyste ainsi traité semble se colorer d'une manière tout autre que ne semblerait le faire prévoir la couleur de la solution dans laquelle il plonge.

Enfin le bleu de diphénylamine employé par M. Certes (1) dans ses études sur la coloration des Infusoires m'a paru agir ici de la même manière que chez les formes libres. Il ne colore pas le protoplasma vivant.

Il est un peu plus difficile de se rendre compte de l'action des substances en solutions incolores, car ici on ne peut constater leur passage que par les modifications qu'elles apportent au protoplasma. Les solutions acides passent rapidement et tuent le protoplasma ; il en est de même des solutions alcalines. Quant aux solutions salines, il existe une telle variation dans leur pouvoir de pénétration que je suis porté à croire que la membrane du kyste agit vis-à-vis d'eux comme une membrane morte et obéit en cela aux lois de l'endosmose.

Si nous comparons maintenant ce qui se passe chez l'Infusoire libre, pourvu seulement de son ectoplasme et de sa cuticule et chez le kyste muni d'une ou plusieurs membranes d'enveloppe, nous reconnaissons chez le premier les mêmes propriétés dialytiques à un degré seulement beaucoup moins élevé. Beaucoup de grosses espèces d'Infusoires se colorent d'abord en jaune pur quand on les traite par le picro-carmin, et la coloration rouge du noyau n'apparaît que beaucoup plus tard. Avec le vert de méthyle également nous observons souvent cette coloration violette de la couche périphérique si visible sur le kyste. Les gonflements et les contractions dus à l'en-

(1) *De l'emploi des matières colorantes dans l'étude des Infusoires vivants*
(Société de biologie, séance du 5 avril 1884)

dosmose ou l'exosmose se produisent également de la même manière ; un kyste plongé dans la glycérine ou dans tout autre liquide plus dense se contracte comme l'Infusoire lui-même et dans un liquide moins dense et plus hydratant se gonfle de même.

Nous sommes amenés à conclure de tous ces faits que la membrane du kyste est parfaitement perméable et qu'elle jouit de propriétés osmotiques particulières ; mais quel est son but, quel rôle joue-t-elle dans la vie de l'individu ? D'abord, par le fait même de ses propriétés osmotiques, elle modère les échanges entre l'individu enkysté et le milieu ambiant ; elle transforme les conditions de la vie de l'être, au point de lui permettre s'il continue à séjourner dans l'eau une vie excessivement ralentie, mais une vie véritable avec diminution lente et progressive de substance. Où son rôle paraît cependant le plus déterminé et le plus net, c'est lorsque par suite de circonstances diverses le kyste se trouve transporté dans l'air et par conséquent dans un milieu où les échanges nutritifs deviennent absolument impossibles, et dans le paragraphe suivant nous verrons comment se comporte l'Infusoire enkysté selon qu'il continue à vivre dans un milieu liquide ou qu'il est plongé dans un milieu gazeux.

Plusieurs points intéressants se rattachent encore au contenu du kyste et à sa biologie. L'Infusoire enkysté est-il simplement ramassé sur lui-même ou présente-t-il une véritable régression des organes ? Lorsque l'on considère avec quelle facilité ces organismes émettent des prolongements ciliaires, lorsque l'on voit par exemple une Vorticelle sécréter en moins de dix minutes une couronne postérieure de cils, on peut très bien admettre chez ces êtres une régression et une rénovation des organes au moment de l'enkystement et de la réviviscence. Certains Infusoires au moment de s'enkyster forment par la contraction de leur protoplasma tout entier une boule ciliée dans laquelle il est bien difficile de reconnaître l'individu primitif. Tel est le cas des Colpodes, du *Prorodon niveus*. D'autres,

au contraire, laissent voir, après la sécrétion du kyste, des contours internes qui montrent bien que l'individu n'est que replié sur lui-même ; mais en général, lorsque la vésicule contractile a cessé ses battements, que les corps ingérés ont complètement disparu, en un mot que la vie s'est définitivement suspendue, le protoplasma interne devient uniformément granuleux et ne laisse plus apercevoir trace d'organes. J'ai écrasé dans cet état des kystes de *Vorticelles* datant de plusieurs jours, des kystes de *Syloniachia pustulata*, et je n'ai jamais obtenu qu'une diffuence du protoplasma sans pouvoir observer les crochets ou les cils de l'Infusoire ; je pense que ces organes au moins sont résorbés. Cette résorption m'a paru coïncider avec la disparition de la vésicule contractile, et la disparition de celle-ci m'a semblé liée à l'absorption totale dans le corps de l'être des particules alimentaires.

Lorsque l'on suit en effet l'enkystement d'un Infusoire bourré de nourriture, voici en général ce que l'on observe. Le kyste se forme normalement, et l'individu cesse de tourner sur lui-même ; les battements de la vésicule contractile conservent leur rythme normal, et l'on peut s'assurer dans le cas où elle débouche dans le pharynx comme chez les *Vorticellidæ* que ce dernier organe a persisté également, car à chaque pulsation de la vésicule le liquide qui y est projeté, et qui n'a pas une libre issue au dehors, distend ce canal pendant quelques secondes. Mais au bout d'un temps variable, une heure ou deux, parfois moins, les bols alimentaires disparaissent progressivement, et alors les mouvements de la vésicule, tout en demeurant rythmiques, diminuent peu à peu.

Chez les individus fortement bourrés de nourriture et qui se sont enkystés dans cet état, il arrive souvent que les résidus de la digestion sont rejetés au dehors sous forme d'une petite masse réfringente, opaque, qui gît entre la paroi du corps et celle du kyste et indique ainsi la place de l'anus (fig. 10, r). Dans ce cas l'on observe souvent une diminution rapide du volume de l'Infusoire, qui cesse alors de remplir complètement son kyste et laisse entre les parois de son corps et celles

de la membrane un espace vide parfois très considérable. C'est ce que l'on observe souvent chez le *Prorodon niveus* (fig. 10).

D'autres fois, au contraire, les résidus de la nutrition ne sont point rejetés au dehors ; ils séjournent dans le corps même de l'être sous la forme de globules réfringents qui se colorent en bleu par le bleu de diphénylamine et que j'avais pris tout d'abord pour de véritables grains de réserve. J'en ai reconnu plus tard la vraie nature en suivant l'enkystement sous le microscope et en étudiant la vie du kyste dans l'eau. Si le protoplasma de celui-ci est entièrement dépourvu de matières nutritives solides, il ne s'ensuit pourtant pas qu'il soit absolument dépourvu d'aliments de réserve, et c'est là surtout que nous trouvons le glycogène signalé par M. Certes chez la plupart des Infusoires et reconnu depuis par Bütschli, Maupas, Barfurth chez un grand nombre de Protozoaires. C'est là aussi que nous lui voyons jouer un rôle important dans la vie de l'individu. Lorsque, en effet, on traite par le sérum iodé des kystes de formation récente ou des kystes conservés à sec, leur contenu prend rapidement la coloration caractéristique brun-acajou ; mais la réaction est si intense que le brun passe bientôt au noir et que les kystes deviennent absolument opaques. Examinés alors sur fond noir, ils apparaissent comme des globules d'un rouge brun réfléchissant assez fortement la lumière. Les gros kystes de *Vorticella nebulifera* sont particulièrement remarquables dans cet état et fournissent une réaction des plus caractéristiques et des plus élégantes. La diffusion du glycogène s'opère très lentement à travers la membrane du kyste et celui-ci garde très longtemps sa coloration brune. Cette réaction du glycogène va nous être très utile pour suivre la vie du kyste dans les différentes conditions où il peut se trouver et mesurer, pour ainsi dire, l'intensité vitale de son protoplasma. Car tout orga-

(1) Certes, *Sur la glycogénèse chez les Infusoires ciliés* (Comptes rendus t. XC, p. 77).

nisme qui vit, consomme fatalement, et, si nous retrouvons le glycogène intact dans certains cas, diminuant au contraire dans d'autres circonstances, nous pourrions conclure que la vie a été pour le moins d'une activité bien supérieure dans le cas de sa diminution. Or c'est précisément ce que va nous montrer l'étude de la vie du kyste à sec et dans l'eau. Mais, pour en finir avec le contenu du kyste, nous devons examiner d'abord ce que devient le noyau pendant l'enkystement. Il s'agit bien entendu ici de l'enkystement de conservation et non de division, car dans ce dernier cas le noyau se comporte exactement de la même manière que pendant la division ordinaire. On peut dire d'une façon générale que pendant l'enkystement le noyau garde la forme qui lui est propre pendant sa période de repos dans la vie active de l'individu. C'est-à-dire que chez les Colpodes il est ovoïde, en boudin chez le *Prorodon niveus* et chez les Vorticellides, en chapelet de deux ou plusieurs articles chez les Oxytrichides, etc. Je n'ai observé jusqu'ici que deux infractions à cette règle. Chez certains kystes d'*Oxytricha fallax* et de *Sylonichia pustulata*, infusoires qui possèdent comme on sait deux articles nucléaires réunis l'un à l'autre par une commune membrane d'enveloppe (fig. 53), j'ai vu les deux articles du noyau s'aplatir, devenir lenticulaires, tout en restant en face l'un de l'autre et en se regardant par un de leurs grands côtés, de telle sorte que dans une certaine position (fig. 74) le kyste paraissait n'avoir qu'un noyau et qu'il était nécessaire de le faire rouler sur lui-même pour reconnaître la fausseté de cette apparence; les deux articles apparaissent alors en coupe longitudinale comme deux corps fusiformes placés côte à côte (fig. 73). Je crois bien qu'Auerbach se sera laissé tromper par cette apparence lorsqu'il a représenté le kyste de l'*Oxytricha pellionella* comme muni d'un seul noyau à l'état latent complet (1).

Le second cas de modification nucléaire dans le kyste est

(1) Ueber Encyst. von *O. pellionella* (Zeitschr. f. W. Zool., Bd V, 1854, p. 430-433, Taf. XXII).

celui qui a été étudié par Stein chez la *Vorticella nebulifera* et dont on ignore encore l'histoire (1). Cette curieuse prolifération nucléaire a été interprétée de bien des façons. Stein crut voir là tout d'abord une formation d'embryons monadiformes; il a en effet observé la sortie de ces kystes d'un certain nombre de petits corps flagellés. Plus tard (2) il est revenu sur cette opinion et a reconnu que cette sporulation était due à une *Saprolégnaciée* parasite, le *Pythium entophyllum* de Pringsheim. Il y a là évidemment un point obscur de l'histoire des Vorticelles, point que j'ai tenté d'éclaircir, mais sans succès. J'ai la conviction que plusieurs cas différents ont été confondus dans cette circonstance; j'ai vu en effet des kystes de Vorticelles atteints par des champignons parasites qui pénétraient dans leur intérieur et en absorbaient le contenu; mais, d'autre part, je me suis assuré que dans les kystes en voie de prolifération la substance qui se divise est bien réellement la nucléine. En colorant par les réactifs ces kystes préalablement fixés par la chaleur, l'on obtient un amas de grains nucléaires très fortement colorés et qui démontrent bien que c'est la substance même du noyau qui se divise. Or, si ce phénomène était dû à des monades parasites du noyau, celui-ci serait peu à peu absorbé et détruit, mais il ne se diviserait point en gardant ses propriétés chimiques. J'ai observé également, et je note simplement ici le fait en passant, sur une espèce de Trichodine marine parasite des branchies de la *Serpula triquetra*, une prolifération semblable du noyau pendant la période de vie active, prolifération qui n'était pas visible sur le vivant et que l'on ne pouvait reconnaître que chez les individus fixés et colorés. On peut, je crois, considérer ces phénomènes ou bien comme une hypertrophie pathologique du noyau, ou bien comme une gemmation monadiforme interne dont la signification nous est encore inconnue. Quoi qu'il en soit, le problème est encore tout entier à résoudre.

(1) Stein, *Infusionsthierie*, 1854, p. 25-35, Taf. IV, fig. 47-55.

(2) *Organismus*, I, p. 105-106.

Les kystes se comportent de différentes façons suivant qu'ils sont conservés à sec ou dans l'eau. Dans le premier cas la membrane d'enveloppe et le protoplasma subissent une sorte de condensation de leur substance qui devient beaucoup plus réfringente, de telle sorte que, plongés dans l'eau après un certain temps de conservation à sec, les kystes semblent beaucoup plus brillants qu'au moment de leur formation. Cette réfringence spéciale n'est pas due, comme on pourrait le supposer, à une mince couche d'air qui aurait pénétré entre la membrane et la paroi du corps, car, dès que le kyste est plongé dans l'eau, l'intervalle qui existe entre ses parois se remplit d'eau, et je crois que la modification optique du protoplasma correspond à une véritable déshydratation de sa masse.

Ici, en effet, se place une question importante, celle de savoir si le kyste desséché et conservé dans l'air garde une certaine quantité d'eau, grâce à la protection de sa membrane d'enveloppe, ou si, au contraire, il se dessèche complètement, passe à l'état corné et tombe, en un mot, dans l'état de mort apparente. On connaît les expériences instituées par la Société de biologie devant une Commission composée de MM. Balbiani, Berthelot, Broca, Brown-Séguard, Dareste, Guillemin et Robin, à l'effet d'étudier la réviviscence des Tardigrades et des Rotifères, et l'on sait également qu'après une série d'expériences exécutées avec la plus entière rigueur, la Commission fut amenée à conclure que « les Rotifères peuvent se ranimer après avoir séjourné quatre-vingt-deux jours dans le vide sec et subi immédiatement après une température de 100 degrés pendant trente minutes ». Par conséquent, rien ne s'oppose à priori à ce que des êtres beaucoup moins compliqués que les Rotifères passent de l'état de dessiccation absolue à l'état de vie active par une simple adjonction d'eau. Pourtant cette manière de voir n'est pas admise d'une façon générale; ainsi M. Balbiani pense que la membrane d'enveloppe s'oppose à l'évaporation de l'eau et que, quand celle-ci a complètement disparu du protoplasma, celui-ci perd la propriété de revivre. Il a réussi à conserver des Colpodes pendant sept ans sur une

lame de verre, mais à la condition de les humecter une fois par an pour leur rendre l'eau qu'ils perdaient par évaporation (Leçons sur les Protoz., *Journ. de microgr.*, 1881, p. 121). Je dois également citer, pour être complet, une note de V. Meunier sur la résistance vitale des Colpodes enkystés (1), dans laquelle il conclut à la non-réviviscence, mais en se basant sur des expériences faites avec trop peu de précautions et de rigueur pour qu'on puisse en tenir compte.

Pour ma part, il me paraît bien difficile de ne pas admettre la dessiccation complète des kystes conservés à sec, et cela pour plusieurs raisons; nous avons vu combien la membrane d'enveloppe était poreuse et avec quelle facilité elle livrait passage à l'eau, même après une dessiccation de plusieurs mois, puisque nous la voyons s'imbiber instantanément sous nos yeux au moment de l'humectation des kystes, et que M. Balbiani lui-même reconnaît qu'il suffit de la mouiller pour rendre au kyste l'humidité dont il a besoin. Mais à moins d'admettre que cette membrane soit perméable à l'eau de dehors en dedans et imperméable de dedans en dehors, comment suffirait-elle à empêcher la dessiccation d'une masse aussi faible que le globule de protoplasma qu'elle contient? D'autre part, lorsque l'on examine un kyste de récente formation, non desséché et qu'on le regarde après quelques jours seulement de dessiccation, on ne peut s'empêcher d'être frappé des profondes modifications qu'il présente (fig. 56). Le protoplasma qui remplissait auparavant, chez les Colpodes du moins, tout le contenu du kyste et était accolé à la membrane d'enveloppe, le protoplasma s'est rétracté au centre et laisse entre lui et la membrane un petit espace clair résultant de sa diminution de volume; sa masse transparente, jaunâtre et granuleuse à l'état humide, est devenue cornée et fortement réfringente, tout en un mot indique une perte d'eau considérable; je dis considérable et non absolue, car à l'état normal l'atmosphère est chargée d'une certaine humidité dont sont

(1) *Comptes rendus*, 1865, t. LXI.

également imbibés les corps qui y sont plongés, mais cette proportion d'eau, infinitésimale d'ailleurs, est absolument indépendante de la porosité de la membrane d'enveloppe. J'ajouterai, enfin, que, si faible que soit la vie dans un kyste humecté, elle exige pour se maintenir une consommation de matériaux qui finirait à la longue par entraîner tout au moins une diminution de volume du kyste. Or, une fois la rétraction de la dessiccation effectuée, on ne constate plus de diminution notable dans le kyste conservé à sec et à quelque époque qu'on humecte de nouveau, si on le traite par l'iode il fournit toujours la réaction brune caractéristique du glycogène.

Les choses se passent d'une tout autre façon, lorsque au lieu de dessécher les kystes, on les conserve dans le véhicule où ils ont pris naissance et qu'on préserve celui-ci de l'évaporation. J'ai conservé des kystes de Colpodes dans une vieille infusion de foin dont toutes les matières organiques avaient disparu et qui ne présentait plus trace de putréfaction, et j'ai pu suivre, pour ainsi dire pas à pas, la diminution progressive du contenu des kystes qui, dans ce cas, étaient soumis à une véritable autophagie (fig. 58). Cette expérience m'a, en outre, donné plusieurs résultats intéressants qui montrent bien quels délicats organismes sont les Infusoires et à quelles causes souvent minimales est subordonnée leur vie.

Tous les quinze jours ou tous les mois, à des périodes assez irrégulières d'ailleurs, je prenais dans le flacon où je conservais mes kystes une goutte de sédiment et la soumettais à l'action du sérum iodé. Dans les premiers temps de l'expérience (fig. 58, *a*), la plupart des kystes donnaient la réaction glycogénique à un très haut degré; peu à peu, cependant, j'observai une diminution notable du volume de la plupart des kystes (fig. 58, *b*) en même temps qu'une tendance à se colorer plus faiblement par l'iode. Enfin, au bout d'une année environ, la culture contenait un grand nombre de kystes réduits à leur membrane d'enveloppe et contenant au centre une masse irrégulière de protoplasma (fig. 58, *c d e*), et quelques globules réfringents sur la nature desquels je reviendrai tout à l'heure.

Un fait, cependant, me déroutait et jetait dans mon esprit un doute ; je trouvais toujours, au milieu des kystes usés, d'autres kystes pleins qui me donnaient la réaction brune glycogénique ; je ne pouvais admettre que ces kystes privilégiés fussent doués de la propriété de garder leur volume indéfiniment alors que leurs voisins dépérissaient à vue d'œil, lorsqu'un jour le hasard me fournit la solution du problème ; ayant, je ne sais pourquoi, agité mon flacon avec force, je trouvai un ou deux jours après quelques Colpodes errant à la surface du liquide. L'aération du milieu dans lequel ils vivaient avait suffi à provoquer une réviviscence partielle des kystes, les individus qui en étaient sortis avaient vécu quelques jours des bactéries qui se trouvent toujours dans une vieille infusion, puis ils étaient retombés dans l'état de vie latente en sécrétant des kystes appropriés à leur nouvelle taille. Or, mon flacon avait été souvent agité, je l'avais transporté plusieurs fois en voyage, et le trajet en chemin de fer avait suffi, évidemment, pour aérer suffisamment le liquide et provoquer quelques réviviscences.

Un autre fait qui prouve que l'Infusoire enkysté peut, même après une certaine diminution de volume, un certain amaigrissement, si je puis m'exprimer ainsi, reprendre la vie active, c'est que j'ai souvent rencontré dans ma culture des kystes doubles et même triples (fig. 58, *f g*), concentriquement emboîtés. Le Colpode amaigri s'était réveillé dans son kyste, avait tourné sans pouvoir le rompre, puis avait formé un nouveau kyste approprié à sa taille, kyste qui remplissait presque complètement le premier ; le phénomène s'était produit une seconde fois, et c'est ce qui explique la présence des trois kystes concentriques. Il arrive un moment où le protoplasma épuisé perd ses propriétés vitales et cesse réellement de vivre. A cette période on ne trouve plus dans le kyste que des granulations grises confusément assemblées et quelques granulations réfringentes.

Ces granulations réfringentes représentent, je crois, les produits de désassimilation résultant de l'autophagie du protoplasma ; on en trouve parfois entre la paroi du corps et la

membrane, dans les kystes encore vigoureux, et leur nombre semble augmenter proportionnellement à la décroissance de l'individu. Je n'ai pu en déterminer exactement la nature et j'ai seulement constaté qu'elles étaient solubles dans la potasse, légèrement colorables par les couleurs d'aniline et douées d'une réfringence assez forte qui permet de les reconnaître aisément parmi les autres granulations du corps.

Nous avons vu quelle obscurité régnait sur les causes effectives de l'enkystement, causes que je n'ai pu toutes déterminer, et que l'on ne connaîtra que le jour où seront mieux étudiées les influences qu'exercent sur les Infusoires les agents extérieurs et surtout les bactéries de la putréfaction. La même réflexion s'applique à la réviviscence des kystes et aux causes qui la déterminent. Les expériences et les recherches que j'ai tentées sur cette question ne m'ont pas fourni des résultats aussi complets que je l'eusse désiré, mais elles m'ont permis cependant de reconnaître quelques faits intéressants.

Lorsque l'on fait une culture dans un cristalliseur, c'est-à-dire que l'on y conserve des détritux végétaux, la putréfaction survient bientôt et l'on voit certaines espèces, jusqu'alors peu nombreuses en individus, se développer rapidement, tandis que d'autres disparaissent et s'enkystent pour ne plus reparaitre. Ces individus qui s'enkystent se fixent souvent contre les bords du vase et, le niveau de l'eau baissant continuellement par l'évaporation, ils se trouvent bientôt en état de dessiccation. Or, l'on a beau ajouter de l'eau pour faire remonter le niveau au-dessus de la zone où ils se sont fixés, ils ne se réveillent pas et ne reparaissent jamais ; si, au contraire, on jette le contenu du vase en le rinçant légèrement sans en détacher la couche qui couvre ses parois, qu'on l'abandonne à la dessiccation quelques jours et qu'on le remplisse d'eau pure, l'on verra presque toujours renaître deux heures après les formes qui s'étaient enkystées. J'ai souvent fait cette petite expérience, qui m'a presque toujours réussi, et j'ai remarqué, en outre, que les espèces qui ne sortaient pas de leurs kystes peu d'heures après l'affusion d'eau y demeuraient définitivement.

Nous pouvons tirer de ces faits quelques conclusions; c'est que tous les individus d'une même espèce s'enkystent, à peu près en même temps dans la même culture, obéissant en cela à une influence due au milieu, que ces individus enkystés ne sortent plus de leurs kystes tant que le milieu demeure le même et enfin, qu'après une certaine période de dessiccation, l'eau pure suffit à les réveiller.

J'ai cité tout à l'heure un fait qui prouve quelle cause en apparence minime pouvait provoquer la réviviscence des individus enkystés et plongés dans l'eau; j'ai montré que l'agitation du liquide et son aération par le fait même, provoquaient le réveil; mais lorsque la vie n'a pas encore suspendu ses manifestations, c'est-à-dire lorsque la vésicule contractile fonctionne encore, il suffit de bien moins encore. En traitant, en effet, de l'*Ophryoglena flava*, nous avons vu qu'il suffisait de taper à petits coups sur la préparation placée sous le microscope pour déterminer la sortie de l'individu de son kyste. J'ajouterai, enfin, une observation que j'ai faite sur la *Vorticella nebulifera* et qui montre qu'une légère pression peut, non seulement faire renaître le kyste plongé dans l'eau, mais y déterminer la réapparition de la vésicule contractile. Ayant pris des kystes de Vorticelle qui flottaient sur une vieille infusion, et les ayant mis entre une lame et une lamelle, je constatai que leur vésicule avait disparu et que le protoplasma était devenu clair et homogène. L'évaporation diminuant peu à peu l'eau de la préparation, les kystes commencèrent à être un peu comprimés et, à ce moment, je vis apparaître dans chacun d'eux une vacuole qui grossit peu à peu, mais sans offrir de contractions rythmiques; cette vacuole augmentant beaucoup le volume du contenu du kyste détermina la rupture de la membrane de celui-ci, et comme j'avais eu la précaution d'ajouter de l'eau, je pus voir les Vorticelles sortir par l'ouverture ainsi produite, sécréter une couronne postérieure de cils et nager librement au dehors. La vésicule avait peu à peu repris son volume et s'était mise à pulser régulièrement. J'avais cru à ce moment saisir le mécanisme de la rupture des

kystes par le gonflement de la vésicule contractile, mais j'ai depuis observé la sortie d'autres espèces sans apparition du phénomène qui ici était dû probablement à la compression. Il est à supposer que la rupture du kyste a lieu simplement par suite du gonflement du protoplasma, qui, au moment de la formation de la membrane, s'était contracté et avait chassé au dehors une grande partie de l'eau qui l'imbibait. Cette opinion est basée, du reste, sur l'observation que j'ai faite de l'enkystement du *Trachelius ovum*, fort intéressant infusoire que je n'ai rencontré que trop rarement pour avoir pu en faire une étude complète. On sait que le *Trachelius* contient comme la *Noctiluque* de grandes aréoles remplies d'eau et séparées les unes des autres par des trabécules de protoplasma. Or, au moment où cet infusoire va s'enkyster, son volume diminue de plus de moitié par suite de la disparition de ces aréoles aqueuses et son kyste, une fois formé, présente un contenu absolument homogène comme celui de tous les autres Ciliés. Or, ayant réussi à déterminer un *Trachelius ovum* à sortir de son kyste en lui donnant de l'eau fraîche, je vis les grandes vacuoles reparaitre peu à peu et déterminer une augmentation de volume qui entraîna la rupture du kyste en voie de formation.

La déhiscence de la membrane s'effectue généralement sous la forme d'une fente équatoriale embrassant environ un tiers de la circonférence du kyste. L'Infusoire sort en s'étirant par cette ouverture comme à travers une filière et demeure quelques instants dans le voisinage comme occupé à réparer ses forces et à s'habituer au mouvement. Ses allures sont lentes et incertaines, sa forme est irrégulière, mais bientôt il reprend son état normal et entre dans la vie active.

Pour terminer ce qui a trait à l'histoire de l'enkystement, il nous reste à jeter un coup d'œil sur l'ensemble du phénomène dans les quatre grands ordres de Ciliés, les Holotriches, Hétérotriches, Péritriches et Hypotriches, puis à le considérer dans ses rapports avec la présence des Infusoires dans les macérations et leur distribution géographique.

L'enkystement paraît être un phénomène normal chez les Flagellés ; du moins tous ceux que j'ai observés possédaient-ils la faculté de sécréter un kyste. Il n'en est pas de même chez les Ciliés. Un grand nombre d'espèces de cette classe sont, en effet, complètement dépourvues de cette propriété qui semble du reste également répartie entre les quatre ordres.

Chez les Holotriches, par exemple, la famille type de l'ordre, celle des *Paramæciidæ* ne forme jamais de kystes. Dans toutes les autres il se rencontre toujours un ou plusieurs genres doués de la faculté de s'enkyster.

Chez les Hétérotriches cette faculté est assez largement répandue, les *Bursariidæ*, les *Spirostomidæ* et les *Stentoridæ* contiennent un grand nombre d'espèces à kystes. Dans les deux premiers ordres les kystes affectent presque toujours une forme arrondie, parfois ovoïde et leurs membranes d'enveloppe sont le plus souvent lisses ou ondulées mais sans pointes et prolongements.

Dans l'ordre suivant, celui des Péritriches, l'enkystement est très répandu ; certaines familles cependant m'ont paru manquer complètement de cette faculté : ainsi les *Urceolariidæ* que j'ai spécialement étudiées ne s'enkystent jamais, autant que je sache. Les *Vorticellidæ*, au contraire, peuvent presque toujours sécréter un kyste ; celui-ci est, comme chez toutes les formes fixes, plus ou moins ovoïde, l'individu n'ayant pu tourner sur lui-même pendant la sécrétion de sa membrane d'enveloppe.

Enfin les Hypotriches sont aussi très bien doués sous le rapport de l'enkystement et la cinquième famille, celle des *Oxytrichidæ*, sécrète, comme nous l'avons vu, des kystes plus ou moins ornés extérieurement de membranes et de pointes.

On s'attendrait à ne rencontrer dans les macérations artificielles, faites avec des matières organiques et de l'eau de fontaine, que des espèces douées de la propriété de s'enkyster. Leurs kystes flottant dans l'air tomberaient dans les cultures et s'y développeraient. Il n'en est cependant pas ainsi et un grand nombre de formes les plus communes dans les macé-

rations ne s'enkystent jamais. Pour s'en convaincre, il suffit de faire une véritable infusion, c'est-à-dire de faire bouillir les matériaux de culture avant de les abandonner à la putréfaction en vase ouvert. Jamais dans de telles infusions n'apparaîtront les Paramécies, les *Colpidium* si fréquents dans les macérations ordinaires. On y trouvera parfois, au contraire, des Colpodes, des *Oxytricha* et des *Vorticella nebulifera* qui y auront été portés par l'air. Dans mon cabinet où j'ai des échantillons de foin sec et où l'air est par conséquent chargé de cette poussière, il est bien rare que je ne voie pas apparaître dans mes vases ouverts une génération de Colpodes. J'ajouterai enfin qu'un grand nombre d'espèces de Ciliés qui sont susceptibles de s'enkyster, justement pour échapper à un milieu putréfié, ne se rencontrent jamais dans les macérations où les conditions de vie sont les mêmes que celles qu'elles ont cherché à éviter en s'enkystant. J'ai réuni dans le tableau suivant les formes que l'on trouve le plus souvent dans les macérations artificielles faites avec l'eau de la Seine et des matières organiques. Les macérations naturelles sont évidemment beaucoup plus riches, mais varient selon les espèces souvent fort nombreuses qu'elles contenaient au moment de la récolte et qui se développent successivement. Les espèces marquées d'un astérisque sont celles qui sont douées de la faculté de sécréter un kyste.

Paramæcium aurelia Müll.

Coleps hirtus Ehr.

Colpoda cucullus Ehr.*

Trichoda pura Ehr.

Colpidium cucullus Schrank.

Plagyopyla nasuta Stein.

Cyclidium glaucoma Ehr.*

Cryptochilum nigricans Maupas.*

Halteria grandinella Müll.*

Vorticella nebulifera Ehr.*

Vorticella microstoma Ehr.*

Chilodon cucullulus Müll.*

Oxytricha pellionella Müll.*

Stylonichia pustulata Ehr.*

Glaucoma scintillans Ehr.

Euplotes patella Ehr.*

Cette liste est, comme on peut le voir, réduite à un petit nombre d'espèces, les plus communes seulement, et je ferai remarquer que celles que l'on trouve le plus fréquemment, *Paramœcium aurelia*, *Colpidium cucullulus*, *Glaucoma scintillans*, ne s'enkystent pas. Cette dernière espèce cependant est signalée par Stein comme pouvant sécréter un kyste, mais jamais je n'ai observé la moindre phase de repos chez les individus que j'ai trouvés si fréquemment dans mes macérations.

La distribution géographique des Infusoires est d'une uniformité que l'on constate de plus en plus à mesure que s'étendent les observations sur ces êtres, et l'on est porté à attribuer cette uniformité à la faculté qu'ils possèdent de s'enkyster et de se répandre ainsi sous cet état partout où les transporte le vent. Nous avons vu combien faible était la proportion des formes douées de la propriété d'enkystement. Sans repousser par conséquent d'une façon absolue cette cause de propagation des espèces dans le monde, nous pouvons affirmer qu'à l'époque actuelle du moins, elle est bien faible et ne suffit guère à expliquer l'uniformité de faune. Mais, si l'on suppose que les Cilés dérivent des Flagellés, on pourra admettre que, doués d'une taille plus faible et de la faculté constante d'enkystement, les individus de cette dernière classe aient été transportés dans toutes les régions du globe et y aient, sous l'influence de milieux à peu près identiques donné, naissance aux mêmes formes.

RÉSUMÉ DU CHAPITRE II.

Je résume dans les lignes qui vont suivre ce qui a trait à l'enkystement des Ciliés :

D'une façon générale l'enkystement est provoqué par les

modifications du milieu qui devient impropre à la vie de l'individu.

La dessiccation ou l'évaporation de l'eau, si souvent invoquée comme l'unique cause de l'enkystement, n'a point l'importance qu'on lui attribue dans la production du phénomène.

Les modifications de milieu dues à la putréfaction jouent un rôle égal sinon supérieur à celui de l'évaporation.

La sécrétion des membranes d'enveloppe du kyste a lieu de dedans en dehors, la densité de ces membranes diminuant dans le même sens.

Il y a lieu de distinguer les kystes de conservation des kystes de division. La membrane des premiers est nettement chitineuse, celle des seconds est plus ou moins muqueuse, soluble dans la potasse, parfois même dans l'eau.

La membrane du kyste est perméable aux liquides, mais possède la propriété de s'opposer au passage de certains corps. Elle agit dans cette dialyse comme une membrane morte.

La vie active persiste dans le kyste jusqu'à l'élimination complète des matières alimentaires qui y sont contenues. Le résidu peut en être rejeté entre le corps et la membrane ou rester dans l'intérieur du protoplasma sous formes de masses réfringentes.

Le contenu du kyste est riche en matière de réserve (glycogène) qui diminue peu à peu dans les kystes conservés dans l'eau.

Les organes appendiculaires, cils, cirrhes, crochets semblent résorbés au moment du passage à l'état de vie latente complète; le noyau conserve sa forme habituelle et, s'il est formé de plusieurs grains, ceux-ci ne se fusionnent pas entre eux dans les kystes de conservation.

Les kystes conservés dans l'air deviennent fortement réfringents et après une diminution de volume résultant de la perte d'eau gardent indéfiniment le même volume.

Les kystes conservés dans l'eau, au contraire, s'usent graduellement, au point de mourir, après un temps plus ou moins long.

La réviviscence est variable et s'effectue souvent par simple aération ou sous l'influence de mouvements réitérés du support où se trouve fixé le kyste. Elle s'effectue parce que la membrane perméable du kyste laisse passer les matières solubles favorables à la vie de l'Infusoire.

Le mécanisme de la réviviscence paraît être une absorption d'eau assez considérable pour gonfler le protoplasma et faire éclater la membrane.

Enfin l'enkystement est un phénomène commun à tous les ordres des Ciliés, mais non à toutes les espèces; certains Infusoires sont absolument dénués de la propriété de se sécréter une membrane d'enveloppe.

3. Anesthésie.

L'action des anesthésiques a été expérimentée sur un grand nombre d'organismes tant animaux que végétaux. Claude Bernard, qui a étudié à fond cette question et a reconnu l'influence de l'éther et du chloroforme sur la germination, les mouvements de la sensitive, la levure de bière, etc., n'a fait qu'effleurer le côté du problème qui se rattache à l'anesthésie des Infusoires et n'est jamais arrivé à des résultats précis sur ce sujet. « J'ai fait, dit-il, peu d'expériences sur l'anesthésie des animaux inférieurs, l'éther ou le chloroforme tuent très rapidement les Infusoires, je n'ai pu réussir à en graduer l'action. » Claude Bernard a observé également que les œufs de ver à soie échappaient aussi à l'influence des anesthésiques, et il considère ce cas non comme une exception, mais comme une preuve d'une délicatesse plus grande de l'élément protoplasmique, qui fait que la suspension des propriétés vitales est immédiatement suivie de la destruction de ces mêmes propriétés (1).

Le Dr Henneguy a expérimenté l'action des anesthésiques sur les spermatozoïdes de la Truite et est arrivé à conclure

(1) Cl. Bernard, *Leçons sur les phénomènes de la vie*, 1885, t. I, p. 279.

que l'eau chloroformée n'arrête pas leurs mouvements plus tôt que ne le fait l'eau pure. Je ferai remarquer que ce dernier liquide les tue dans un temps très court et qui est évalué par M. Henneguy à une minute environ (1).

J. Richard a essayé également l'emploi du chlorhydrate de cocaïne pour endormir les animaux inférieurs et en a obtenu de bons résultats sur des bryozoaires, des vers et des hydres d'eau douce (2).

Enfin Fœttinger a obtenu de bons effets avec l'hydrate de chloral sur les animaux marins et d'eau douce appartenant aux même groupes (3).

J'énumère ces travaux pour montrer que l'action des anesthésiques se traduit de la même manière sur tous les animaux pourvus d'un système nerveux. Elle produit un sommeil accompagné d'insensibilité, une suspension de quelques facultés vitales.

Claude Bernard a essayé de prouver que l'anesthésie était due à une demi-coagulation du protoplasma des éléments, coagulation qui porterait d'abord sur ceux du système nerveux, puis sur ceux du système musculaire volontaire et enfin progressivement sur tous les autres tissus. A ce moment surviendrait la mort par arrêt de la respiration, suspension totale de toutes fonctions de la vie animale.

Sur les végétaux l'action anesthésique serait due également à la suspension des échanges nutritifs par la semi-coagulation protoplasmique. Enfin la levure de bière elle-même soumise aux anesthésiques perdrait pour un temps les propriétés osmotiques grâce auxquelles elle produit la fermentation et elle ne les acquerrait de nouveau que par la disparition de l'agent anesthésique.

Depuis les recherches de Claude Bernard, un seul auteur, Rossbach, a étudié sur les Infusoires l'action, non pas d'un

(1) *Sur la vitalité des spermatozoïdes de la Truite* (Comptes rendus, juin 1877).

(2) *Zoologis. Anzeig.*, 1885, n° 196, p. 332.

(3) *Arch. de biolog.* de V. Beneden et Ch.-V. Bambecke, t. VI, 1885, p. 115.

anesthésique proprement dit, mais du chlorhydrate de morphine, et a reconnu que ce corps en solution à 0,5 pour 100 agissait exactement comme d'autres agents dépourvus de toute propriété anesthésique en provoquant une dilatation très forte de la vésicule contractile (1).

Les recherches que j'ai entreprises sur le sujet m'ont conduit à penser que par suite de la rapidité des échanges osmotiques avec le milieu ambiant l'action des anesthésiques était mortelle aux Infusoires. Dans un cas seulement j'ai observé une action anesthésique *réelle* sur un Infusoire cilié, la *Nassula ornata*.

J'ai successivement fait emploi d'éther, de chloroforme, de chlorhydrate de cocaïne et d'hydrate de chloral. Les deux premières substances m'ayant donné des résultats identiques, je me borne à relater les phénomènes obtenus avec le chloroforme dont je me suis servi de préférence.

L'eau pure saturée de chloroforme tue instantanément les Paramécies sur lesquelles on en dépose une goutte, si la dilution n'est pas trop accentuée par la grosseur de la goutte où nagent les Infusoires en expérience. Étendue de moitié d'eau pure, la solution tue certains individus et laisse aux autres la liberté de leurs mouvements. Le chloroforme s'évapore rapidement, mais les individus immobilisés ne reviennent pas à la vie. Ils sont contractés et leur cuticule est souvent détachée de l'ectoplasme sur toute la périphérie du corps.

Pensant que de cette manière l'action du chloroforme était trop brusque, j'ai changé, sans plus de succès d'ailleurs, le mode opératoire. Je plaçais, au fond d'une cellule en verre très haute, une couche d'eau chloroformée et je recouvrais cette cellule d'une lamelle, portant à sa face inférieure une goutte d'eau contenant des Infusoires. L'action ne se produisait souvent qu'une heure ou deux après la fermeture de la cellule et se faisait sentir très irrégulièrement, mais j'ai tou-

(1) *Die Rhythmischen Bewegungs-erscheinungen der einfachstens organismen. Verh. der Würzburgen physik-med. Gesellschaft., 1872.*

jours vu le mouvement des cils persister pendant que la mort survenait, par exosmose ou contraction du protoplasma.

Une seule espèce de Cilié, la *Nassula ornata* m'a donné une véritable anesthésie avec perte de mouvements ciliaires, immobilité absolue pendant plusieurs minutes, jusqu'à disparition du chloroforme par évaporation. La vésicule contractile s'arrêtait en systole et reprenait la première son mouvement rythmique, puis les cils se mouvaient lentement et bientôt l'Infusoire retrouvait toute sa vivacité, sans présenter aucune altération. Ce résultat tranche tellement sur tous ceux que j'ai obtenus avec les autres Infusoires, que je me demande si l'espèce qui me l'a présenté n'offre pas un commencement de différenciation nerveuse et si par exemple la tache grise, qui se trouve constamment à sa partie gauche antérieure, ne serait pas une condensation, une sorte de localisation de l'élément nerveux. Ses propriétés chimiques sont du reste particulières, elle brunit fortement par l'acide osmique, surtout sur les individus que l'on a fait jeûner et qui devenus totalement incolores, présentent cette tache avec sa vraie couleur, tandis que chez les individus bourrés de nourriture elle est obscurcie par des granulations de chlorophylle.

Il serait intéressant de rechercher si d'autres Infusoires qui présentent une tache semblable, la *Nassula brunnea* par exemple, que j'ai trouvée à Concarneau (1), présentent les mêmes phénomènes. Quoi qu'il en soit, c'est là une simple hypothèse motivée seulement par la sensibilité spéciale de la *Nassula* à l'action du chloroforme.

Le chlorhydrate de cocaïne et l'hydrate de chloral ont agi sur les Infusoires, comme de simples dissolutions salines, en provoquant une contraction du protoplasma. Les Hypotriches munis de cirrhes à mouvements brusques et volontaires, perdent leur coordination de mouvements et nagent en tournoyant sans direction et sans but, mais c'est là, je le répète,

(1) Note sur les Infusoires ciliés de la baie de Concarneau (*Journal de l'anatomie*, 1886).

un phénomène produit par tous les corps nuisibles aux Infusoires.

A quoi est due cette sensibilité spéciale des Ciliés à l'action des anesthésiques? Si nous admettons avec C. Bernard que ceux-ci agissent en coagulant le protoplasma, nous concluons simplement que celui des Infusoires, étant excessivement poreux et étant le siège d'une circulation active et incessante, se trouve subitement frappé par l'agent anesthésique dans toutes ses parties, tandis que dans les êtres unicellulaires, où la circulation est moins active, les échanges ont lieu moins vite et que la coagulation partielle du plasma, jointe à une membrane d'enveloppe moins perméable, s'oppose à l'action des échanges ultérieurs avec le milieu ambiant. Tel est par exemple le cas de la levure de bière.

4. Physiologie de la nutrition.

J'ai souvent dans le cours de ce travail exprimé la pensée que le mécanisme de la vie protoplasmique était basé uniquement sur les propriétés osmotiques du protoplasma qui, comme beaucoup de corps inertes et même inorganisés, laisse passer certains principes contenus dans une dissolution, en s'opposant complètement au contraire à l'introduction dans sa masse d'autres principes également contenus dans la même dissolution. Une des expériences les plus élégantes et les plus démonstratives que l'on puisse faire sur ce sujet, est de plonger dans une solution concentrée de bleu de diphénylamine des Infusoires qui continuent à y vivre, qui par conséquent absorbent l'eau dans laquelle ils se meuvent et cependant demeurent absolument incolores, rejetant continuellement hors de leurs vésicules contractiles un liquide absolument dépourvu de toute coloration bleue. Or chez l'Infusoire plongé dans l'eau, nous avons à considérer deux sortes d'osmose, l'osmose qui se produit par toute la surface de son corps au travers des couches périphériques et celle qui s'effectue dans la masse même de l'endoplasme par

suite de l'introduction de principes étrangers dans les vacuoles alimentaires. Chez les espèces astomes parasites la première existe seule, mais doit être envisagée d'une façon spéciale, car l'individu se trouve dès lors plongé dans un milieu spécial d'où il tire des aliments tout préparés et rendus déjà absorbables, parfois même assimilables par les liquides digestifs de l'hôte dans lequel il vit. Dans ce dernier cas le parasite ne diffère en rien de la villosité intestinale à laquelle il peut être homologué, puisqu'il profite des aliments et s'en empare dans le même état, où ils vont pénétrer dans l'organisation de son hôte.

Chez l'Infusoire plongé dans l'eau il n'en est plus de même, et c'est ici qu'interviennent les conditions les plus diverses, qui rendent ce milieu propre ou impropre à la vie, selon que les propriétés osmotiques de la couche périphérique s'accordent ou non avec lui, c'est-à-dire selon que l'eau tient en dissolution des principes produisant l'exosmose, cas auquel l'Infusoire perd le liquide nécessaire au fonctionnement vital de sa propre substance, l'endosmose qui occasionne au contraire une surhydratation de cette substance, ou enfin que les matières en dissolution dans l'eau se trouvent en proportions suffisantes pour que les fonctions osmotiques normales ne soient pas entravées.

Le protoplasma possède, par conséquent, des propriétés osmotiques et en même temps dialytiques. Il peut séparer d'une dissolution les corps dont il a besoin pour sa nutrition, et, lorsque nous disons que l'être absorbe de l'eau, nous savons bien que ce n'est pas l'eau elle-même qu'il absorbe, mais un liquide qui peut en être totalement différent par sa composition chimique.

Or, lorsque l'on étudie les lois physiques de l'osmose telle qu'elle s'effectue dans nos appareils et dans nos laboratoires, on est frappé de la similitude de ces lois avec celles qui régissent le protoplasma vivant, mais un fait ne frappe pas moins, c'est l'adaptation du protoplasma à des milieux différents par une transition lente et ménagée et c'est aussi la diversité des

propriétés osmotiques de protoplasmas en apparence absolument semblables.

Il n'entre point dans le cadre de ce travail d'étudier en détail les propriétés osmotiques du protoplasma, car le sujet est bien trop vaste et exige un fond trop énorme de connaissances et de faits. Je me bornerai à citer un exemple qui prouve péremptoirement la vérité de ma seconde assertion, l'adaptation du protoplasma au milieu. *L'Euplotes charon*, infusoire cilié hypotriche, qui vit dans l'eau douce et l'eau de mer, meurt immédiatement si on le transporte subitement d'un de ces milieux dans l'autre ; il meurt parce que l'équilibre qui existait entre les liquides protoplasmiques de sa substance et le liquide extérieur est rompu, mais on ne peut dire qu'il est tué par l'eau douce ou par l'eau de mer, puisque Cohn d'abord (1), Claparède et Lachmann ensuite (2) ont reconnu que des individus transportés dans des mélanges gradués pouvaient passer indifféremment d'un milieu dans un autre. Il y a là un phénomène d'ordre purement physique, un phénomène osmotique. *L'Euplotes charon*, qui vit dans l'eau de mer, n'absorbe pas plus de cette eau que celui qui vit dans l'eau douce, il absorbe un liquide de composition chimique déterminée, exigée pour la vie protoplasmique.

Le liquide absorbé par le protoplasma doit être toujours le même pour un même protoplasma, et, si le milieu varie, le protoplasma pourra dans certains cas continuer à vivre, à condition que la transition soit ménagée, que ce milieu ne contienne point de matières pouvant vaincre les forces osmotiques du protoplasma et qu'il tienne en dissolution les principes nécessaires à sa nutrition.

J'ai commencé une série d'expériences destinées à prouver l'accommodation du protoplasma au milieu, expériences fort intéressantes lorsqu'on les compare à celles de Rossbach et qui prouvent que les résultats obtenus par lui ne sont con-

(1) *Entwicklungsgeschichte der Mikroskopischen Algen*, p. 473.

(2) *Études*, p. 175.

stants que si l'on se place dans les mêmes conditions d'expérimentation.

Ainsi il a reconnu (1) que le sel marin à 1 pour 200 occasionnait une diminution de la vésicule contractile chez les *Stylonichies* et les *Euplotes* et qu'à 1 pour 100 les mouvements devenaient absolument désordonnés en même temps que la vésicule se rapetissait encore davantage. Nous devons voir là évidemment un simple phénomène d'exosmose, une contraction et par conséquent une perte d'eau du protoplasma. Or, avec la même substance et en expérimentant graduellement sur la *Stylonichia pustulata*, j'ai pu arriver à obtenir une dilatation normale de la vésicule avec une solution à 2,50 pour 100, ajoutée graduellement dans la proportion de 1/4 par jour. A chaque adjonction nouvelle de liquide les individus présentaient, en effet, la contraction de la vésicule indiquée par Rossbach, mais dès la fin de la journée la vésicule avait repris son volume normal et son rythme habituel.

Des *Paramécies* qui sont bien plus sensibles que les *Stylonichies* m'ont fourni des résultats analogues.

L'eau distillée, qui est un poison pour les Infusoires de certaines infusions très denses, laisse absolument intacts des individus de la même espèce, pris dans un milieu moins concentré; j'ai fait vivre dans des conditions parfaitement normales des *Paramécies* transportées ainsi dans l'eau distillée pure et aérée. Mais ici intervient une cause de mort ou plutôt d'affaiblissement du protoplasma, c'est l'absence des sels nécessaires à sa nutrition.

Mes expériences ont été malheureusement commencées trop tard pour me permettre de donner ici à ce sujet l'extension qu'il comporte, mais je me propose de les continuer et je ne doute pas d'arriver aux résultats intéressants que font déjà prévoir les faits observés.

De même qu'il s'effectue une série de phénomènes osmotiques à la périphérie du corps de l'Infusoire, de même aussi

(1) Rossbach, *Die Rhythm.*, etc., p. 37.

l'on voit se produire les mêmes phénomènes entre les vacuoles alimentaires et le protoplasma qui les contient. L'opinion des auteurs qui considèrent les vacuoles digestives comme de véritables estomacs temporaires est à ce point de vue parfaitement juste et rend très bien l'idée que l'on doit se faire des phénomènes dont ces vacuoles alimentaires sont le siège. J'ai déjà, à propos du tube digestif des Infusoires examinés, le fonctionnement de ces organes et fait voir que la défécation était due simplement à un stimulus produit par leur contenu sur le protoplasma ; je n'y reviendrai donc pas ici et me bornerai à exposer le résultat de mes expériences sur la digestion des divers groupes de substances alimentaires chez les Ciliés.

Féculents. — Il est très facile de faire absorber de l'amidon à des Infusoires et il suffit d'en délayer un peu dans l'eau de la préparation pour voir tous les individus qui y sont contenus s'en bourrer avidement. Il y a pourtant quelques différences dans la manière dont se comportent les Ciliés vis-à-vis des grains d'amidon. Les Infusoires à tourbillon alimentaire, les Paramécies, les Colpodes n'avalent que difficilement les gros grains de l'amidon de pomme de terre et n'attirent par leurs mouvements ciliaires que les plus petits de ces grains, qui viennent former dans leur endoplasme des pelotes alimentaires opaques et souvent très nombreuses. Ils se nourrissent plus volontiers de l'amidon de blé, dont les grains sont beaucoup plus réguliers et plus petits.

Les Ciliés à déglutition massive, au contraire, les Oxytrichides, les *Cyrtostomum* choisissent toujours les grains les plus gros et il est plus facile et plus commode de leur donner de l'amidon de pomme de terre, dont ils se montrent très friands.

Pour suivre ensuite la digestion de l'amidon, il suffit de prendre avec une pipette les individus les plus gros et les mieux pourvus de grains et de les transporter dans une goutte d'eau qu'on renouvelle successivement de manière à ne laisser dans la préparation que les individus à observer et à enlever tous les grains d'amidon épars dans le liquide.

Quelque soin que je prenais à débarrasser complètement la préparation de ses grains libres, je retrouvais toujours des grains autour des individus qui s'en étaient bourrés alors que quelques heures auparavant il n'y en avait pas un seul au dehors et j'observai que la défécation des grains se produisait exactement comme si c'eussent été des corps inertes, des grains de carmin par exemple. J'opérais alors sur des *Paramæcies*, seuls Infusoires que j'eusse en ce moment à ma disposition. Il me vint à l'idée d'essayer la réaction de l'iode sur les grains contenus dans le corps de mes organismes, et pour cela, après les avoir comprimés très légèrement, je fis passer un courant de sérum iodé *très faible, à peine teinté*, qui les fixa instantanément. Les grains d'amidon étaient colorés en bleu foncé, et autour de chaque bol alimentaire (fig. 71) apparaissait une zone rouge qui indiquait manifestement une réaction chimique entre le protoplasma et le bol alimentaire. Cette couleur rouge est bien différente de la couleur brunacajou que donne le glycogène dans les mêmes circonstances et ne doit pas être confondue avec elle. Dans la masse même du bol alimentaire et répandus dans le protoplasma environnant se voyaient des petits grains de même couleur qui semblaient être les rudiments des grains d'amidon complètement digérés.

Je me suis servi, plus tard, pour étudier la digestion de l'amidon, de deux autres espèces : le *Stylonichia mytilus* et le *Cyrtostomum leucas* qui avalent des grains énormes d'amidon de pomme de terre, et j'ai suivi la digestion de ces grains sous le microscope. Or j'ai constamment observé une diminution lente et progressive du grain, mais j'ai toujours vu aussi qu'il était expulsé avant d'être totalement digéré et alors qu'il présentait encore la réaction bleue par l'iode et la réfringence particulière à l'amidon.

On sait que dans le tube digestif des animaux supérieurs l'amidon se transforme, sous l'action du suc pancréatique principalement, en dextrine et ensuite en glycose, forme sous laquelle il est absorbé et assimilé. On sait également que

cette réaction ne se produit pas dans toute la masse du grain, mais que les couches concentriques qui le composent se désagrègent successivement et que l'on retrouve souvent dans le résidu de la digestion des grains d'amidon ayant conservé tous leurs caractères physiques et chimiques, et ayant échappé à l'action du suc pancréatique. Le même fait paraît se produire chez l'Infusoire.

La coloration rouge si nette, si accentuée, qui se produit autour des grains d'amidon, indique leur transformation en érythrodextrine, corps qui présente justement la même réaction.

J'ai voulu poursuivre plus loin les réactions et voir si autour de la zone rouge il ne s'en trouverait pas une autre de nature différente indiquant la transformation de l'érythrodextrine en glycose. Malheureusement les réactions caractéristiques du glycose sont très difficiles à effectuer sous le microscope et exigent toutes l'action d'une chaleur prolongée qui favorise la diffusion des corps éminemment solubles qu'il s'agirait de mettre en évidence, de sorte que je n'ai pu pousser plus loin l'analyse ; mais tout porte à croire que l'amidon se conduit ici comme dans les autres digestions et que l'érythrodextrine se transforme en glycose pour être assimilée par le protoplasma.

Corps gras. — Pour étudier la digestion de cette classe d'aliments, le lait étendu de huit à dix fois son volume d'eau convient parfaitement. Les globules graisseux qu'il contient étant très petits sont vite attirés par les Paramécies, qui s'en bourrent littéralement. On isole ensuite les individus pour étudier la marche du processus digestif. Au bout d'un quart d'heure, parfois même moins, la défécation commence à s'effectuer ; les globules absorbés sont rejetés sous la forme même où ils avaient été avalés et ne se fusionnent pas entre eux dans la vacuole alimentaire. Si l'on traite par l'acide osmique des individus bourrés de globules, on voit les bols alimentaires prendre immédiatement une coloration noire, mais le protoplasma environnant demeure parfaitement transparent. Les graisses ne sont donc pas absorbées directement dans cet état par le protoplasma, mais la défécation des globules prouve-

t-elle qu'il n'y a point une modification partielle du bol alimentaire, une saponification, comme cela a lieu chez les animaux supérieurs? Non, évidemment; il est même probable que, comme pour l'amidon, une partie de la graisse se dédouble en acides gras et glycérine; la teinture de tournesol que j'ai essayée après avoir fixé les Infusoires par une chaleur brusque ne m'a pas donné de réaction bien nette, mais je ne doute pas que l'on n'arrive à déceler une zone acide autour des bols alimentaires gras, comme on fait apparaître une zone d'érythrodextrine autour des bols alimentaires féculents.

Albuminoïdes. — Dans cette classe rentre le protoplasma des proies avalées par les Infusoires, et depuis longtemps on a observé la digestion de ces proies par le protoplasma. Certaines opinions bien singulières ont été émises à propos de la digestion du protoplasma. Ainsi, Maupas (1) émet l'idée que « l'assimilation se fait directement et que les parties nutritives se fondent et s'incorporent immédiatement dans le sarcode ambiant, sans passer par une phase intermédiaire plus ou moins analogue à la chymification des animaux supérieurs. Le cytosome, avec la structure et les propriétés que nous lui connaissons, est admirablement adapté à ces phénomènes de nutrition. Lesarcodes ou le protoplasma des proies, douées d'une consistance semblable à la sienne, se fondent et se mélangent facilement avec lui. » Voilà une assertion bien peu en harmonie avec les lois de la physiologie. L'alimentation de l'Infusoire consistant en une sorte de conjugaison! Jickeli (2) a cru voir que la nucléine des proies avalées se dissolvait dans la vacuole alimentaire et allait se précipiter dans le protoplasma du corps de l'individu en voie de digestion sous forme de globules de nucléine. Là encore, il n'y aurait pas transformation chimique ou du moins celle-ci ne serait que temporaire. On trouve souvent, en effet, des grains de nucléine dans le protoplasma des individus tués et colorés par le vert de

(1) *Contrib. à l'étude des Inf. ciliés*, p. 604.

(2) *Zoologischer Anzeiger*, VII, 1884, p. 469.

méthyle, mais ils proviennent de bols alimentaires en voie de digestion, difficiles à différencier du protoplasma après fixation et dans lesquels les noyaux avalés se sont réduits en leurs éléments primitifs, les globules de nucléine. La nucléine résiste, en effet, plus que le reste du protoplasma à l'action des sucs digestifs et j'en ai souvent retrouvé des globules intacts dans le produit de la défécation des Ciliés.

La préhension des proies a été déjà bien décrite par les auteurs et je n'y reviendrai pas ici. Ils ont également observé que la proie avalée vivante continuait à tourner pendant un certain temps dans la vacuole qui l'avait reçue, puis finissait par périr et par être absorbée. J'ai souvent répété ces observations et ai suivi la digestion chez le *Stylonichia mytilus*, le *Stentor polymorphus* et bien d'autres Infusoires chasseurs. La rotation de la proie avalée dure souvent plus d'un quart d'heure. A peine est-elle tuée que la digestion commence et l'on voit peu à peu la masse du corps prendre sous l'action des liquides digestifs qui l'imbibent une coloration grise et une opacité caractéristiques. Les parois de la vacuole alimentaire se resserrent progressivement sur le bol qu'elles contiennent, et au moment de la défécation celui-ci se trouve réduit à plus du dixième de ce volume primitif et composé de granules réunis par une sorte de magma muqueux et filant. Ici, il n'y a pas de doute possible sur la digestion des albuminoïdes, et l'action des réactifs, inutile pour la prouver, ne ferait que nous éclairer sur la nature des réactions chimiques qui se produisent dans le bol alimentaire.

La caséine pulvérisée m'a donné les mêmes résultats que le protoplasma, mais une partie est rejetée au dehors sans altération sensible.

Corps qui échappent à l'action de la digestion. — De même que chez les animaux supérieurs, un certain nombre de substances organiques traversent le protoplasma sans être dissoutes et absorbées par lui. De ce nombre sont : la chitine, la cellulose, la chlorophylle.

Il est facile de s'assurer que la chitine n'est point dissoute

par le protoplasma. Il suffit d'observer la marche de la digestion chez un *Cyrtostomum leucas* qui a avalé un kyste ou un rotifère et qui rend toujours intacts les téguments composés de cette matière, bien que l'intérieur de la masse protégée par l'enveloppe chitineuse n'ait point échappé à l'action des sucs digestifs.

L'observation est aussi facile à faire en ce qui concerne la cellulose. J'ai nourri des Paramécies avec des *Micrococcus prodigiosus* dont elles sont très avides et j'ai toujours vu les bactériacées sortir intactes de la vacuole alimentaire. Il n'en est pas de même de la masse muqueuse qui les entoure et qui est digérée très rapidement. La substance colorante rouge qui l'imprègne ne m'a pas semblé subir de modification. Elle est absorbée avec les aliments dissous et colore le protoplasma tout entier en un rouge jaunâtre.

Quant à la chlorophylle, les résultats varient un peu selon la nature et le genre de cette substance.

La chlorophylle des algues vertes, celle des diatomées également, ne subit guère de modifications. Le protoplasma seul qui se trouve en connexion avec elle se trouve assimilé et la chlorophylle est précipitée sous la forme de granules verts qui sont rejetés sans altération au dehors.

Il n'en est pas de même de la matière colorante vert bleuâtre des oscillaires qui font habituellement la nourriture presque exclusive de la *Nassula ornata*. Stein avait déjà signalé les modifications de cette matière colorante et avait observé qu'elle passe du vert au bleu et du bleu au rouge. Or arrivée à cette dernière phase de sa transformation elle n'est point dissoute mais est rejetée au dehors sous forme de flocons et de granulations excessivement abondants. J'avais conservé dans une préparation des *Nassula ornata* et des Paramécies dans le but d'obtenir des individus émaciés, et au bout de deux ou trois jours, toutes les Nassules avaient rejeté leurs excréments floconneuses rouges dont les Paramécies s'étaient emparées, de sorte que les premières étaient devenues incolores, tandis que les secondes contenaient de nombreux bols alimentaires d'un

beau rouge orangé. Par conséquent dans ce cas encore le protoplasma des oscillaires sert à la digestion des Nassules, mais la matière colorante est rejetée au dehors après une série de transformations.

Les matières dissoutes par le protoplasma et absorbées par lui pénètrent dans sa masse même et l'imbibent complètement. Ici se place le mécanisme le plus intime de la nutrition, l'assimilation par le protoplasma de toutes les matières utilisables qu'il a absorbées et l'excrétion du résidu de ces matériaux, phénomène aussi invisible, aussi impossible à saisir ici que chez l'animal le plus compliqué.

Quoi qu'il en soit, lorsque le protoplasma est nourri en excès, sous l'influence aussi de certaines conditions favorables telles qu'une bonne aération, par exemple, il peut ne pas user immédiatement la totalité des matériaux assimilés, mais les garder en réserve dans sa masse soit sous forme de grains amylacés, soit encore sous forme de glycogène.

Les grains amylacés, bien que n'ayant point échappé à l'attention des observateurs, ont été jusqu'ici peu étudiés chez les Ciliés. Maupas, dans sa monographie du *Coleps hirtus* (1), les signale chez cet Infusoire et dit qu'ils se rencontrent surtout chez les individus bien nourris; son opinion est aussi que se sont des aliments de réserve. Chez quelques Flagellés ils existent également, mais avec des propriétés diverses; tels sont les plaques amylacées du *Chylomonas paramaecium* étudiées par Künstler et dont la composition se rapproche beaucoup de celle de l'amidon, les grains de réserve de l'*Astasia ocellata* étudiés par Khawkine (2), dont la nature se rapproche davantage au contraire des grains de paramylon qui existent chez les Ciliés.

J'ai étudié surtout la formation de ces grains chez un infusoire très commun dans les macérations artificielles, le *Glaucoma pyriformis*.

(1) *Arch. de zool. exp.*, 1885, p. 337.

(2) *Recherches biologiques sur l'Astasia ocellata et l'Euglena viridis* (*Ann. sc. nat.*, 1885).

Dans une culture faite avec de l'eau de Seine et quelques tranches de carottes, les *Glaucoma* pullulaient et démontraient par la rapidité de leurs divisions la richesse nutritive du milieu où ils se trouvaient. La culture où ils vivaient était en effet recouverte d'une épaisse couche de bactéries sous laquelle ils se trouvaient. A ce moment aucun des individus que j'observais ne possédait de grains de réserve (fig. 69). Ayant déposé une goutte de cette culture sur une lame dans la chambre humide, je trouvai au bout de quelques heures ces individus complètement bourrés de grains réfringents dépassant 0,003 de diamètre. Le milieu n'avait pas changé en un si court espace de temps et l'on ne pouvait invoquer pour la production de ces grains que l'intervention d'un nouvel agent plus abondant dans la goutte d'eau que dans le vase de culture, l'oxygène de l'air. J'ai fait alors une contre-expérience ; après avoir secoué dans un petit tube du liquide contenant les *Glaucoma* et en avoir obtenu une abondante formation de grains, j'ai recouvert la surface de ce liquide d'une gouttelette d'huile pour le soustraire à l'action de l'air atmosphérique. Le lendemain matin les grains avaient disparu de nouveau ; le soir, les *Glaucoma* commençaient à manifester des signes non équivoques d'asphyxie, et leur nombre diminuait rapidement.

Il est intéressant de rapprocher cette observation de celle de Khawkine et de Krassiltschik (1), qui ont remarqué exactement le même phénomène, le premier sur les *Astasia* et le second sur les *Polytoma uvella*.

Ainsi nous reconnaissons que les grains de réserve se produisent quand l'individu se trouve dans des conditions complètes de nutrition, c'est-à-dire quand, à une nourriture abondante, se joint une bonne aération du milieu.

La composition chimique de ces grains a été étudiée par Khawkine, Maupas, etc., ils sont insolubles dans les acides, solubles au contraire dans les alcalis, l'iode ne les colore pas en bleu, mais leur communique une teinte plus ou moins

(1) *Mém. de la Soc. des nat. de la Nouvelle Russie*, Odessa, 1882.

brune selon la concentration de la solution. Ce sont donc très probablement des grains de paramylon.

Indépendamment de réserves nutritives solides, les Infusoires possèdent encore une matière amylacée particulière, le glycogène, signalée pour la première fois dans ces êtres par M. Certes (1) et étudiée depuis par Maupas (2) chez le *Paramœcium aurelia*.

La coloration brun-acajou que prend ce corps sous l'influence de l'iode ne doit point être confondue avec celle qui se produit quand on traite les mêmes Infusoires par une solution iodée forte; dans ce cas la réaction glycogénique se trouve masquée par la fixation de l'iode sur le protoplasma tout entier, fixation qui se produit même après le traitement par la potasse et par conséquent la dissolution complète du glycogène.

Or, quand on traite par une dissolution faible d'iode des Paramœcies d'une culture, la réaction glycogénique ne se produit pas toujours et n'apparaît que dans des conditions particulières que j'ai essayé de déterminer. En soumettant au même traitement que les *Glaucoma*, des Paramœcies riches en glycogène, c'est-à-dire en les tenant dans un milieu peu aéré, j'ai vu augmenter peu à peu le nombre des individus dépourvus de glycogène et suis arrivé à faire disparaître presque complètement cette substance. En agitant vivement au contraire la culture j'ai vu augmenter la proportion de l'aliment glycogénique.

Je pense donc que le glycogène et le paramylon se produisent dans les mêmes conditions, à savoir dans le cas de nutrition complète.

Au paramylon et au glycogène se rattache un troisième corps, le paraglycogène de Bütschli (3), qui se rencontre dans les Grégarines et aussi dans l'endoplasma de certains Ciliés parasites, les *Nyctotherus* et les *Balantidium*, comme l'a reconnu

(1) *Comptes rendus*, t. XC, p. 70, 1880.

(2) *Comptes rendus*, 1885.

(3) *Zeitschr. f. Biologie*, t. XXI, p. 611.

Maupas (1). C'est toujours une forme de la matière amylacée, mais ici les conditions demeurant constamment les mêmes et le milieu étant invariable on constate toujours la présence de la matière de réserve chez les individus normaux. Lorsque, au contraire, les matières nutritives viennent à manquer comme quand on transporte les *Balantidium* dans une goutte de liquide de Kronecker, les matériaux de réserve diminuent rapidement. Ici ce n'est plus l'air qui fait défaut, c'est l'aliment. Nous trouvons donc là une preuve de plus à l'assertion que nous émettions à propos des deux premiers corps, à savoir que l'aliment de réserve n'apparaît que quand l'individu se trouve dans des conditions parfaites de nutrition.

Résumant ce qui a trait à la nutrition des Ciliés, nous dirons que :

La digestion des substances alimentaires s'effectue chez le Cilié par le même processus chimique que chez tous les animaux étudiés jusqu'ici à ce point de vue.

L'Infusoire absorbe la nourriture qu'on lui présente en quantité plus grande qu'il ne peut en consommer, puisqu'il en rejette une partie sans l'utiliser.

Dans des conditions parfaites de nutrition prise dans l'acception la plus large du mot il se produit des aliments de réserve qui disparaissent quand les conditions deviennent défavorables à la vie.

En terminant ce travail, qu'il me soit permis d'implorer l'indulgence du lecteur pour les lacunes que j'ai été contraint d'y laisser. Les Infusoires sont des organismes délicats, très mobiles, qui ne peuvent être étudiés que vivants et au prix d'une grande patience; la recherche d'une occasion propice à une bonne observation exige souvent dans ce cas plus de temps que l'observation elle-même. De plus on ne se procure pas à volonté les sujets d'étude ; bien des espèces, des plus

(1) *Comptes rendus*, 1885.

intéressantes, rencontrées par hasard et en trop petit nombre pour avoir été convenablement étudiées, gisent dans mes notes à l'état de croquis imparfaits en attendant qu'une heureuse rencontre me les mette de nouveau en présence, et telle de ces formes que j'ai étudiées dans ce travail avait été vue par moi en 1884, que je n'ai retrouvée que deux ou trois ans après en 1886 et 1887.

NOTE ADDITIONNELLE

Pendant que s'imprimait ce travail, ont paru les livraisons 35-41 des *Protozoa* de Bütschli qui commencent l'histoire des Ciliés. Ces livraisons sont accompagnées de planches anticipant sur le texte et contenant de nombreuses figures originales. Parmi celles-ci nous trouvons (pl. LVIII, fig. 4, *a*) la représentation d'un Infusoire qui se rapproche beaucoup de notre *Monodinium Balbiani*, et que par une coïncidence assez naturelle, le savant allemand dédie également à M. Balbiani. Planche LXII, figure 3, *a*, se trouve dessiné le système vasculaire contractile du *Gyrtostomum leucas* à peu près tel que nous l'avons observé. Nous ne pouvons que signaler en passant ces quelques points de ressemblance, nous réservant, lors de la publication du texte de Bütschli, de reconnaître si nos observations sont absolument concordantes et si les deux espèces dédiées à M. Balbiani doivent être identifiées. En présence de cette dernière hypothèse, je ne puis qu'exprimer à mon savant maître le regret de ne m'être pas, par une lettre antérieure, assuré le plaisir de lui dédier l'espèce qui portera son nom.

EXPLICATION DES FIGURES

PLANCHES 1-5.

Fig. 1-15. *Prorodon niveus* Ehr.

Les figures 1-15, à l'exception des figures 4-6 et 12-15, sont au grossissement de 300 diamètres.

Fig. 1. Individu vu par la face latérale droite.

Fig. 2. Individu vu par la face dorsale.

Fig. 3. Bouche d'un individu comprimé, montrant la diffusion du paraplasma et la sortie des filaments buccaux.

Fig. 4. Couche périphérique très fortement grossie, vue sur le vivant.

Fig. 5. La même traitée par l'acide osmique.

Fig. 6. La même traitée par l'acide acétique.

Fig. 7. Extrémité postérieure d'un individu traité par l'acide osmique et le picro-carmin, pour montrer la formation *post mortem* d'un réseau vasculaire en communication avec la vésicule contractile.

Fig. 8. Kyste de division.

Fig. 9. Jeune individu sorti du kyste.

Fig. 10. Kyste de conservation.

Fig. 11. Le même, après éclaircissement par la potasse.

Fig. 12-15. Phases successives de la contraction de la vésicule contractile.

Fig. 16-21. *Cyrtostomum leucas* Ehr.

Les figures 16 et 20 au grossissement de 300, les autres très fortement grossies.

Fig. 16. Individu vu par la face ventrale.

Fig. 17. Bouche vue de profil sur un individu fixé à l'acide osmique.

Fig. 18. La même, vue de face sur le vivant.

Fig. 19. Coupe optique de la couche périphérique du corps au niveau de la vésicule contractile.

Fig. 20. Système vasculaire contractile réticulaire, vu par la face dorsale.

Fig. 21. Coupe optique de la couche périphérique du corps.

Fig. 22-27. *Ophryoglena atra* Ehr.

Les figures 22-25 au grossissement de 300, les autres très grossies.

Fig. 22. Individu type vu par la face dorsale.

Fig. 23. Le même vu de profil.

Fig. 24. Individu incolore vu par la face ventrale.

Fig. 25. Le même vu de profil.

Fig. 26. Vésicule contractile en systole.

Fig. 27. La même en diastole.

Fig. 28-32. *Plagyopyla fusca* Quenn.

Les figures 28 et 29 sont au grossissement de 300, les autres plus fortement grossies.

Fig. 28. Individu non comprimé vu par la face ventrale.

Fig. 29. Le même fortement comprimé, pour montrer la formation des canalicules contractiles.

Fig. 30. Bouche vue de profil.

Fig. 31. Trichocystes.

Fig. 32. Noyau isolé fixé par l'acide osmique et coloré au picro-carmin.

Fig. 33-36. *Ophryoglena flava* Ehr.

Les figures 33 et 3 au grossissement de 300, les autres plus fortement grossies.

Fig. 33. Individu vide d'aliments, vu de profil.

Fig. 34. Bouche vue de face.

Fig. 35. Coupe optique de la couche périphérique au niveau de la vésicule contractile.

Fig. 36. Kyste de division.

Fig. 37-42. *Balantidium elongatum* Stein.

Toutes les figures au grossissement de 250, à l'exception de la figure 42.

Fig. 37. Individu normal récemment extrait de l'intestin du Triton et non comprimé, vu par la face ventrale.

Fig. 38. Bouche d'un individu non comprimé.

Fig. 39. Bouche contractée d'un individu comprimé.

Fig. 40. Petit individu astome trouvé en grand nombre dans le rectum du Triton.

Fig. 41. Individu fixé par l'acide osmique, traité par la potasse et l'acide acétique dilué, pour montrer la trainée claire qui va de la bouche à l'anus.

Fig. 42. Réticulum protoplasmique vu de face. Très grossi.

Fig. 43-50. *Monodinium Balbianii*, Nov. sp.

Toutes les figures au grossissement de 500.

Fig. 43. Individu adulte.

Fig. 44-46. Phases de la division, dessinées sur le même individu.

Fig. 47. Individu fixé à l'acide osmique et coloré au vert de méthyle pendant la division.

Fig. 48. Individu fixé à un stade plus avancé de la division.

Fig. 49. Individu tué par l'iode, pour montrer les filaments buccaux prolongés dans l'endoplasme.

Fig. 50. Kyste de conservation.

Fig. 51. Ectoplasma de l'*Euplotes charon*, très grossi.

Fig. 52. Kyste de *Stylonichia pustulata*, traité sur le vivant par le picrocarmin. 1000.

Fig. 53. Le même, traité par le vert de méthyle acétique. 1000.

Fig. 54. Kyste de *Nassula ornata* vivant. 500.

Fig. 55. Le même, après traitement par la potasse. 500.

Fig. 56. Kyste de Colpode desséché depuis six mois, puis plongé dans l'eau et dessiné immédiatement. 1000.

Fig. 57. Kyste de Colpode de formation récente, traité par le bleu de diphenylamine. 1000.

Fig. 58. Phases successives de la vie du kyste dans l'eau. 1000.

Fig. 59. Kyste d'*Halteria grandinella*. 1000.

Fig. 60. Kyste indéterminé à membrane d'enveloppe hérissée de villosités creuses.

Fig. 61. Le même, vide. Gr. 500.

Fig. 62. Coupe optique de la membrane du kyste précédent.

Fig. 63-64. Kystes de petite taille de *Colpoda cucullus* de formation récente. Le kyste n° 63 est anormal. 1000.

Fig. 65. *Paramœcium aurelia* fixé à l'acide osmique et montrant, à droite de la figure, une rétraction du protoplasma et la formation d'un canal réunissant les deux vésicules contractiles au niveau de la couche sous-ectoplasmique. 250.

- Fig. 66. Réticulum endoplasmique du *Stentor polymorphus*, avec trois bords alimentaires suspendus dans ses mailles. 1000.
- Fig. 67. Réticulum du *Paramœcium aurelia* vu de face, après le traitement par la potasse et l'acide acétique. 1000.
- Fig. 68. Coupe optique d'une *Epistylis*, montrant la structure de l'ectoplasme et de l'endoplasme. 500.
- Fig. 69. *Glaucoma pyriformis* normal. 300.
- Fig. 70. Le même, avec grains de réserve. 300.
- Fig. 71. *Paramœcium aurelia* traité par l'iode pour montrer la digestion de l'amidon. 300.
- Fig. 72. Diffuence du paraplasma chez le *Paramœcium aurelia*. — *a, b, c*, phases successives de la formation d'un globule de paraplasma. 1000.

Vu et approuvé. Paris, le 27 juillet 1887.

Le Doyen de la Faculté des sciences,

E. HÉBERT.

Vu et permis d'imprimer, le 27 juillet 1887.

Le Vice-Recteur de l'Académie de Paris,

GRÉARD.

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

BOTANIQUE. — 1^o Respiration; 2^o les Volvocinées.

GÉOLOGIE. — Du Pliocène de la vallée du Rhône et du plateau central, ses rapports avec le Miocène.

Vu et approuvé. Paris, le 27 juillet 1887.

Le Doyen de la Faculté des sciences,

E. HÉBERT.

Vu et permis d'imprimer, le 27 juillet 1887.

Le Vice-Recteur de l'Académie de Paris,

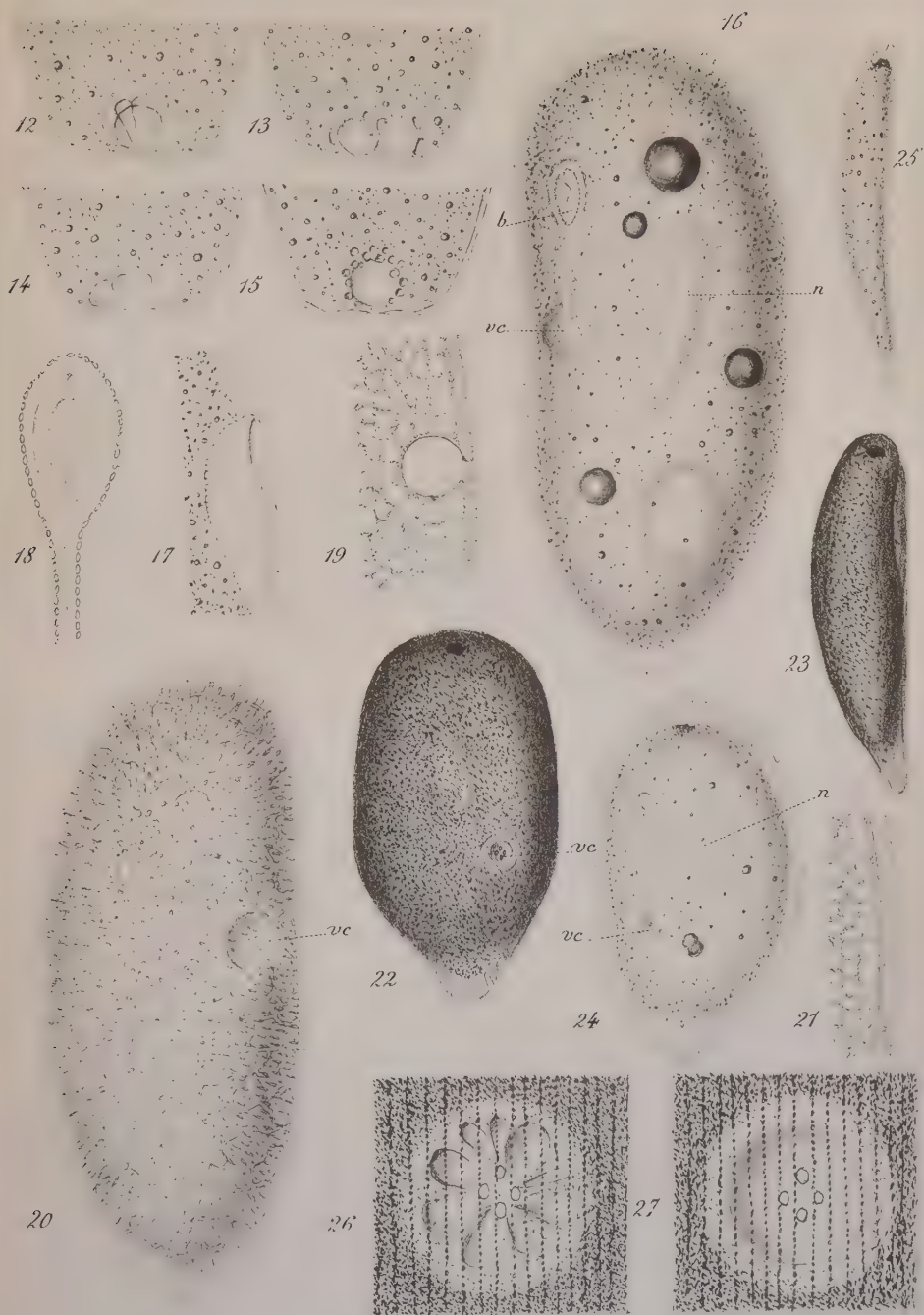
GRÉARD.



Fabre-Domergue del.

Phototypie A Quinsac & G. Baquis, Paris

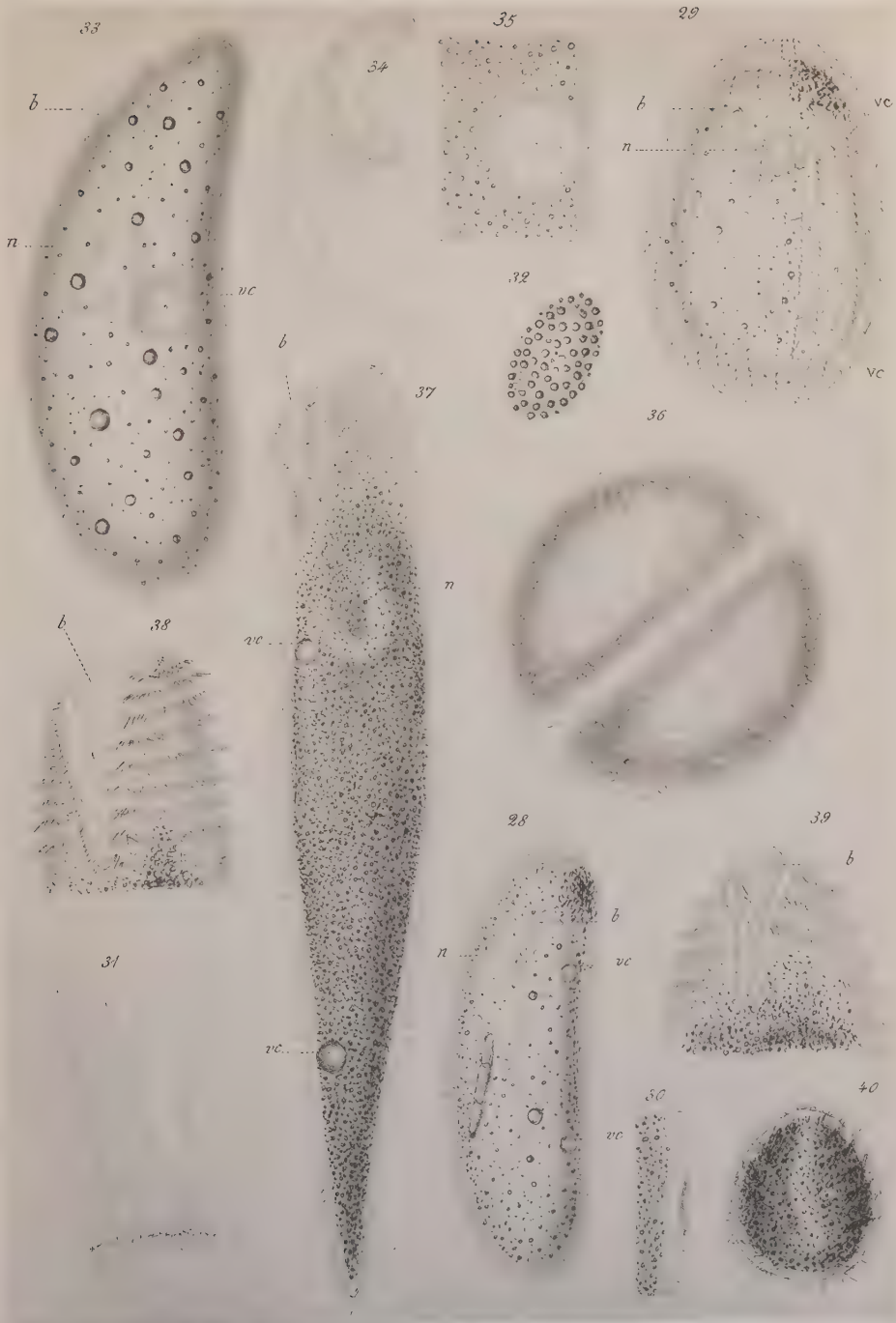
Infusoires ciliés.



Fabre-Domergue. del.

Phototypie A. Quinsac & C. Baquie, Paris

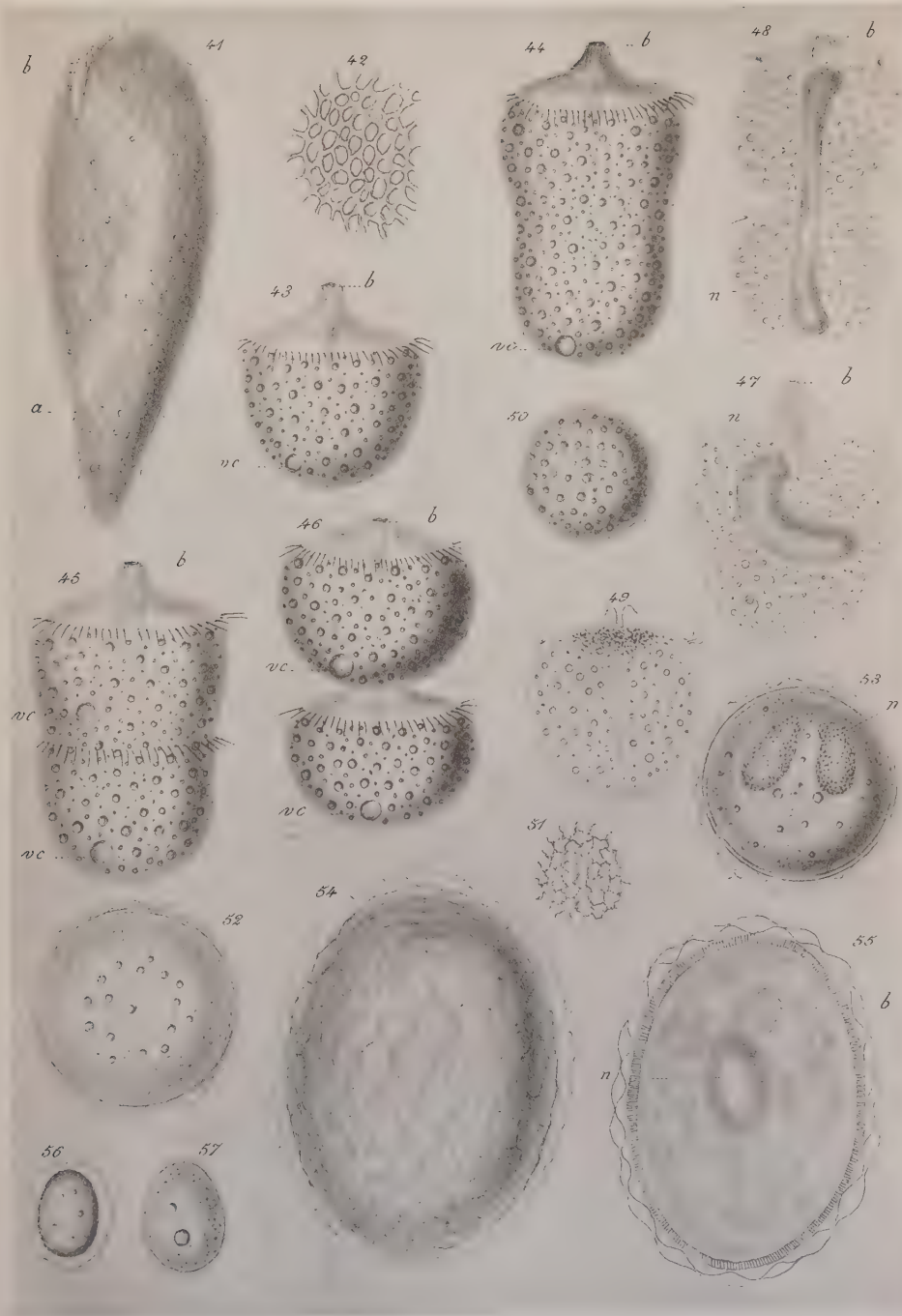
Infusoires ciliés



Fabre-Domergue del

Phototypie A. Quindac & G. Baquie Paris.

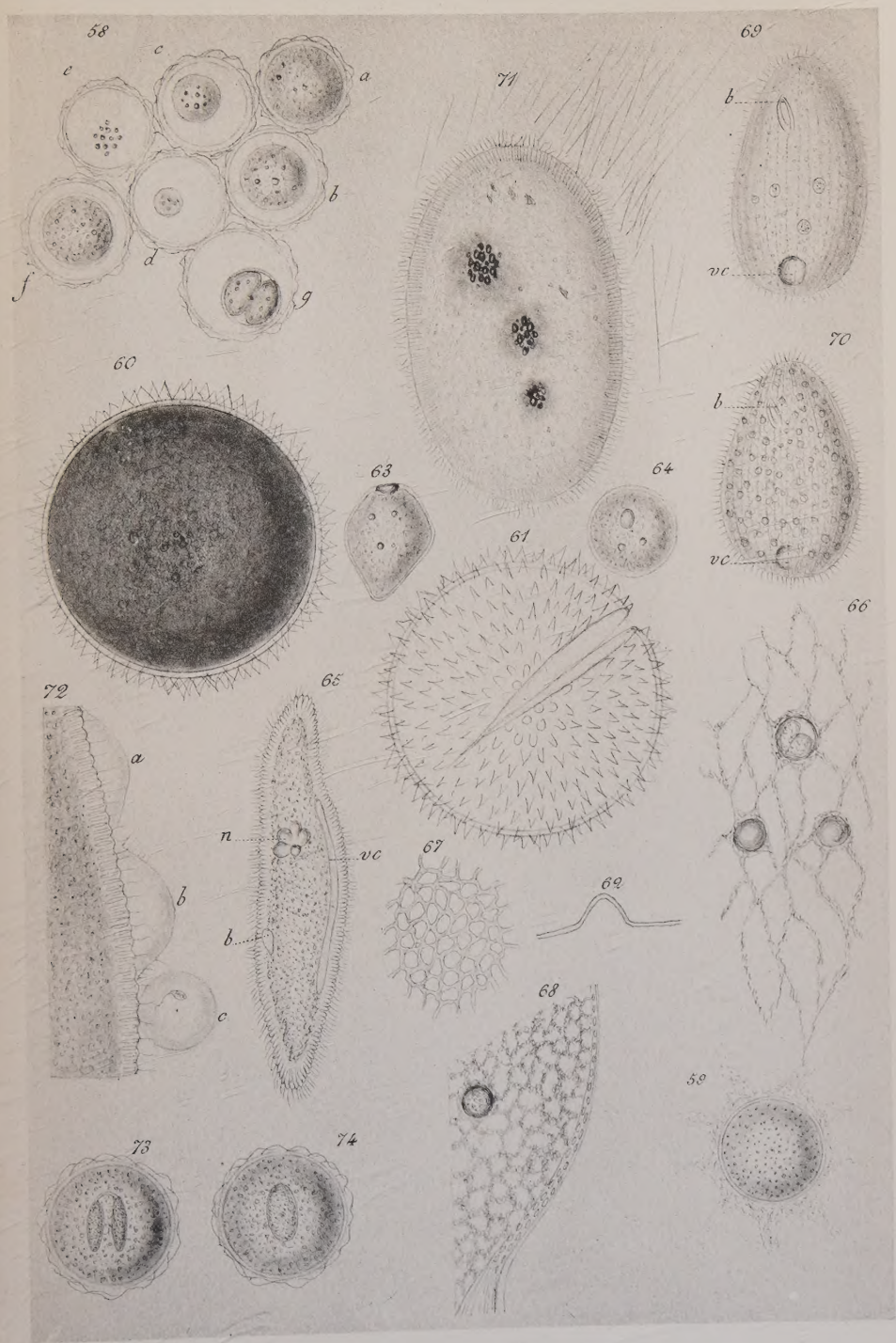
Infusoires ciliés.



Fabre-Domergue del.

Phototypie A. Quinsac & C. Bague, Paris.

Infusoires ciliés.



Fabre-Domergue del.

Phototypie A Quinsac & G. Baquie, Paris.

Infusoires ciliés.

